2

1584

GIFT TO KELLOGG LIBRARY FROM CLAYTON E. RAY
APRIL 1993

CLAYTON E. RAY

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH.

VIERUNDDREISSIGSTER BAND.

MIT 9 TAFELN UND 292 FIGUREN IM TEXT.

SMITHSONIAN
OCT 25
LIBRARIES

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1905.

CLAYTON E. RAY

Inhalt des vierunddreißigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 15. August 1905.

Seite

Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. Von Otto Schlaginhaufen. (II. Teil. Mit 118 Fig. im Text.) 1

Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder. Von Ernst Küster. (Mit Taf. I—IV.) 126

Zweites Heft.

Ausgegeben am 3. November 1905.

The Cranial Nerve Components of *Petromyzon*. By J. B. Johnston. (With plate V and 18 figures in Text.) 149

Über das Sehorgan der Salpen. Von W. Redikorzew. (Mit Taf. VI.) . . 204

Die Rückendrüse von *Dendrohyrax terricola*. Von Th. Mollison. (Mit Taf. VII.) 240

Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. (2. Fortsetzung.) Von A. Fleischmann. 246

IX. Die äußeren Genitalien des Schafes. Von Joseph Böhm. (Mit Taf. VIII u. IX, und 60 Fig. im Text.) 248

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben am 15. Dezember 1905.

Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Von P. N. van Kampen. (Mit 96 Figuren im Text.) 321

QL
948
K15
G1905
MAMM

Die Tympanalgegend des Säugetierschädels[1].

Von

Dr. P. N. van Kampen

in Amsterdam.

Mit 96 Figuren im Text.

Einleitung.

Zu den eingreifendsten Umwandlungen, welche die Vorfahren der Säugetiere erfuhren, gehört die Verlagerung des Unterkiefergelenkes, eine Umwandlung, von welcher die ganze Umgebung desselben beeinflußt worden ist. Die Kenntnis dieser Gegend des Säugetierschädels ist deshalb von großer Wichtigkeit; ihr entspricht die sehr umfangreiche Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen, welche im engsten Zusammenhange steht mit der Umwandlung des Kiefergelenkes.

Dem gegenüber ist die Untersuchung eines andern, nicht viel weniger wichtigen Teiles dieser Gegend, und zwar der Wand der Paukenhöhle, wenigstens von vergleichend anatomischem und ontogenetischem Gesichtspunkte aus verhältnismäßig stark vernachlässigt worden. Einen Beweis hierfür findet man in der »Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere« GEGENBAURS, in der man in dem kurzen, das Tympanicum betreffenden Abschnitte manche Ungenauigkeiten und Unvollständigkeiten antrifft.

Zwar fehlt es natürlich auch auf diesem Gebiete nicht an Untersuchungen; dieselben sind aber meistens rein deskriptiv und zum größten Teile in anatomischen oder systematischen Monographien zerstreut. An erster Stelle müssen von denselben mehrere Arbeiten

[1] Vorliegende Arbeit ist die größtenteils wörtliche Übersetzung einer 1904 in Amsterdam in holländischer Sprache erschienenen Inaugural-Dissertation.

von Owen, Flower, Burmeister und Winge hervorgehoben werden. Mehr oder weniger vollständige Zusammenfassungen findet man ferner in den meisten Lehr- und Handbüchern der vergleichenden Anatomie, namentlich von Cuvier (1835/46), Blainville (1822), Meckel (1821/33), Owen (1868), Huxley (1864), Giebel und Leche (1874—1900), und in den Arbeiten von Cuvier (1834/36), Köstlin (1844), Blainville (1839/64), Flower (1885) usw., welche mehr speziell das Skelett oder den Schädel behandeln.

Außerdem fehlt es nicht an Arbeiten, in welchen mehr im besonderen die Paukenhöhle und ihre Umgebung beschrieben wird. Zu den ältesten von diesen gehört die 1818 erschienene Dissertation von Pohl über das Gehörorgan der Tiere, in welcher der Autor auch die Wände der Paukenhöhle der Säugetiere kurz beschreibt. Die Grundlage der vergleichenden Untersuchung der Tympanalgegend legte jedoch Hagenbach (1835) in seiner bekannten Schrift über »Die Paukenhöhle der Säugetiere«, namentlich aber Hyrtl im Jahre 1845 in seinen »Vergleichend-anatomischen Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere«. Ein ansehnlicher Teil dieser Arbeit ist der Beschreibung der Paukenhöhle gewidmet; sie wird auch heutzutage noch am meisten zu Rate gezogen bei allen Fragen, welche zu diesem Gebiete in Beziehung stehen.

Über die Ontogenie wird in der genannten Literatur nur wenig mitgeteilt. In dieser Hinsicht sind besonders die Untersuchungen von Flower (1869) und Wińcza (1896) von Interesse, und ferner Parkers Monographien (1874, 1886 [a, b]), in welchen man auch über die Entwicklung der Paukenhöhle wichtige Angaben antrifft.

Da somit die letzte ausführlichere Arbeit über die Paukenhöhle, nämlich die Hyrtls, bereits von 1845 datiert, dürfte eine erneuerte Untersuchung dieses wichtigen Schädelteils nicht überflüssig sein.

Den meisten obengenannten zusammenfassenden Arbeiten, sowie einigen andern sich auf dieses Thema beziehenden kleineren Schriften (Dieterich, 1841; J. Wagner, 1858) haftet der Fehler an, daß sie die namentlich in der systematischen Literatur zerstreuten Angaben nicht genügend berücksichtigen. Dies gilt auch für Denker (1899, 1900). Ich habe danach gestrebt, diesem Fehler möglichst zu entgehen und meine eignen Beobachtungen durch die in der Literatur befindlichen Angaben zu vervollständigen.

Die Paläontologie habe ich in der Regel nur dann berücksichtigt, wenn dieselbe mehr Licht zu verbreiten schien über die Beschaffenheit der recenten Formen. Übrigens gilt in noch höherem

Maße als für die Literatur über die recenten Säugetiere für die paläontologische, daß sie meistenteils über die Tympanalgegend des Schädels nur äußerst kurze Angaben enthält; in der Regel wird die Wand der Paukenhöhle selbst mit Stillschweigen übergangen. Hieran ist wohl an erster Stelle die Meinung schuld, daß diese Schädelgegend für die Systematik nicht brauchbar sei. Hoffentlich wird aus dem Nachfolgenden genügend hervorgehen, daß diese Ansicht nicht richtig ist und daß der Bau der Wand der Paukenhöhle der ausgestorbenen Säugetiergruppen, wenn er einmal genauer bekannt sein wird, zweifellos dazu beitragen wird, viele Fragen über ihre Verwandtschaft ihrer Lösung näher zu führen.

Über Plan und Einteilung der vorliegenden Arbeit müssen noch die folgenden Bemerkungen gemacht werden.

Wie später auseinandergesetzt werden wird, läßt bei den Säugetieren die Wand der Paukenhöhle gewöhnlich zwei Teile deutlich unterscheiden; der eine, medial und dorsal gelegen, trennt sie von der Schädelhöhle, der andre, ventrale und laterale, von der Außenwelt. Der erstgenannte Teil weist nicht nur innerhalb der Säugetiere verhältnismäßig wenig wichtige Unterschiede auf, sondern ist auch direkt vergleichbar mit Teilen des Schädels der niederen Vertebraten; der zweite Teil aber ist eine Neubildung, deren Bestandteile bei den niederen Vertebraten nicht oder nur in ganz andrer Gestalt wiederkehren. Diese Überlegungen führten mich dazu, die Untersuchung auf diesen letztgenannten Teil zu beschränken, der ja mehr insbesondere als »Wand der Paukenhöhle« bezeichnet werden kann. Die übrige Wand, nebst den Beziehungen der Trommelhöhle zu den benachbarten Schädelteilen, habe ich nur beiläufig, oder wenn sie aus irgend einer Ursache besonders von Interesse zu sein schienen, in die Beschreibung aufgenommen.

Der knöcherne äußere Gehörgang hingegen, gleichfalls eine Neubildung der Säugetiere, steht in so engem Zusammenhange mit der Wand der Paukenhöhle, daß er notwendig zusammen mit dieser beschrieben werden muß.

Weiter habe ich acht gegeben auf das proximale, mit dem Schädel verbundene Ende des Zungenbeinbogens, über welches, wie ja auch Gegenbaur bemerkt, bis jetzt nur wenig genaue Angaben bestehen. Nur die Untersuchungen von Flower (1871, 1885), Vrolik (1872) und Howes (1879) sind in dieser Beziehung zu nennen.

Dem »Systematischen Teile« habe ich einen »Allgemeinen Teil« vorangehen lassen, welcher eine allgemeine Übersicht enthält über

die Wand der Paukenhöhle der Säugetiere und ihre Umgebung, insofern die Kenntnis derselben für das Verständnis des systematischen Teils notwendig ist. Dadurch enthält dieser »Allgemeine Teil« schon zum größten Teile die allgemeinen Resultate, welche sich aus den im zweiten Abschnitte genannten Tatsachen ergeben.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Max Weber für seine Leitung und Hilfe bei dieser Arbeit meinen aufrichtigen Dank bezeugen. Sehr erkenntlich bin ich auch den Herren: Dr. H. Winge, durch dessen Entgegenkommen ich das reiche Material von fossilen südamerikanischen Säugetieren, welche das Museum zu Kopenhagen besitzt, untersuchen konnte: Dr. C. Kerbert und Dr. F. A. Jentink, die mich befähigten, die Sammlungen zu Amsterdam und Leiden zu benutzen; Prof. A. A. W. Hubrecht, der mir embryologisches Material zur Verfügung stellte.

Allgemeiner Teil.

I. Die Anlage von Paukenhöhle, äußerem Gehörgang und Paukenfell.

Zum besseren Verständnis der Höhlen des mittleren und äußeren Ohres in erwachsenem Zustande ist es vielleicht nicht überflüssig, eine Übersicht über die Entwicklungsgeschichte vorangehen zu lassen. Da aber in letzter Zeit bereits Gaupp (1899) und R. Krause (1902) solche Zusammenfassungen gaben, kann ich mich kurz fassen und der Hauptsache nach auf die später erschienene Untersuchung von Hammar (1902) beschränken, indem ich fürs übrige auf die obengenannten Arbeiten und die von Hammar zusammengestellten Literaturübersichten verweise.

1. Die tubo-tympanale Höhle.

Die Frage, ob bei den Säugetieren ein Durchbruch der ersten Kiemenspalte stattfindet, ist noch nicht mit vollkommener Gewißheit gelöst worden. Der letzte Forscher auf diesem Gebiete, Eschweiler (1904), beantwortet sie im bejahenden Sinne. Für die Entwicklung der Paukenhöhle ist sie aber von geringem Interesse, weil es jedenfalls feststeht, daß diese Spalte, sowie die folgende, schon auf einem sehr frühen Stadium aus zwei getrennten Teilen besteht: einer (entodermalen) Ausbuchtung des Rachens: der Schlundtasche, und einer (ectodermalen) Einbuchtung der Epidermis; beide legen sich

mit ihrem blinden Ende unmittelbar aneinander, wodurch die Spalte an dieser Stelle nur durch eine doppelte Epithelschicht, die Verschlußplatte, geschlossen ist.

Ebensowenig ist man bis jetzt einig über die Frage, inwiefern die erste Schlundtasche sich an der Bildung der späteren tubo-tympanalen Höhle beteiligt. Während von den neueren Forschern Kastschenko zu dem Resultat gelangt, daß diese Höhle ausschließlich durch Verengerung des Seitenteiles des Rachens entsteht, und Piersol außer der ersten Schlundtasche auch benachbarte Partien der Schlundwand und selbst die zweite Tasche am tubo-tympanalen Raum teilnehmen läßt, bestätigen andre, z. B. Siebenmann (1891) und Hammar, die alte Auffassung Huschkes, daß die erste Schlundtasche die ganze tubo-tympanale Höhle bilde.

Dieser Meinungsunterschied ist wohl zum Teil zu erklären durch die Annahme spezifischer Unterschiede, mit welchen bei embryologischen Untersuchungen gewöhnlich zu wenig gerechnet wird (so untersuchte Piersol Embryonen von Kaninchen, Kastschenko vom Schweine, Siebenmann und Hammar vom Menschen). Gaupp (1899) macht dieselbe Bemerkung und fügt mit Recht hinzu, daß die Verschiedenheiten sich doch wohl als nicht so prinzipiell herausstellen werden, wie sie beim ersten Anblick zu sein scheinen. Die erste Schlundtasche geht so allmählich in den Schlund über, daß die Frage, ob ein Teil des letztgenannten sich an der Bildung des tubo-tympanalen Raumes beteilige oder nicht, eigentlich von untergeordnetem Interesse ist. Da man nicht einmal imstande ist, eine scharfe Grenzlinie zwischen beiden zu ziehen, scheint mir hierin eine der wichtigsten Ursachen der Unterschiede zwischen den verschiedenen Darstellungen zu liegen. So stimmt z. B. der Raum, aus welchem nach Kastschenko später die tubo-tympanale Höhle entsteht und den er als eine zum Schlunde gehörige Ausbuchtung beschreibt, ohne Zweifel überein mit der ersten Schlundtasche Hammars, während nur die äußere Spitze (der Recessus anterior) dieser letzteren mit der ersten Schlundtasche von Kastschenko homolog ist.

Nach den ausgedehnten Untersuchungen, welche Hammar an menschlichen Embryonen angestellt hat, entsteht von der ersten Schlundtasche aus eine dorsale Verlängerung, welche ebenso wie die Tasche selbst anfänglich mit dem Ectoderm in Berührung ist. Nur aus jener Verlängerung entsteht das mittlere Ohr, indem der Rest der Schlundtasche zugrunde geht. Infolge der Entwicklung der Cochlea wird diese dorsale Verlängerung eingedrückt und nimmt die

Form eines dorsoventral abgeflachten dreieckigen Flügels an, dessen vom Schlunde abgewandte Spitze die höchste Stelle einnimmt. Hammar nennt diesen Flügel primäre Paukenhöhle; besser scheint es mir ihn als primäre tubo-tympanale Höhle zu bezeichnen, weil nicht nur die Paukenhöhle, sondern auch die Tuba auditiva aus ihm entsteht. Die Spitze des Dreiecks ist zugleich diejenige Stelle der Schlundtasche, welche am längsten mit dem Ectoderm in Zusammenhang bleibt; später entsteht aus ihr die vordere Paukenfelltasche (Recessus membranae tympani anterior). Der orale Rand des Flügels ist der Sulcus tubo-tympanicus von Moldenhauer und Hammar (»Rachenrinne« Piersols).

Vor kurzem ist Drüner (1903, 1904) Hammars Vorstellung, daß die Spitze der Schlundtasche sich in den vorderen Recessus umwandele, entgegengetreten, und er kommt namentlich durch Berücksichtigung der benachbarten Organe (an erster Stelle der Chorda tympani) zu andern Resultaten. Da aber bis jetzt nur erst vorläufige Mitteilungen von Drüners Beobachtungen veröffentlicht wurden und die Sache überdies für die endgültige Konfiguration der Trommelhöhle nur geringe Wichtigkeit hat, brauche ich sie hier nicht näher zu berücksichtigen.

Eine Trennung in Tuba auditiva (Eustachii) und Paukenhöhle besteht in diesem Stadium noch nicht; der tubo-tympanale Raum geht mit breiter Basis in den Schlund über. Bei *Ornithorhynchus* fehlt die Trennung auch noch beim erwachsenen Tiere (Rüdinger, 1870, Zuckerkandl, 1886, Eschweiler, 1899), bei allen übrigen Säugetieren tritt sie auf.

Nach Hammar fängt sie (beim Menschen) an mit einer aboral-oralwärts fortschreitenden Einschnürung der Basis des tubo-tympanalen Raumes, welche zur Folge hat, daß die Mündung des Raumes in den Schlund eingeengt wird und das Dreieck sich umwandelt in eine Röhre, deren basaler Teil Tuba auditiva und deren terminaler Teil Paukenhöhle wird. Eine andre Auffassung hatte Siebenmann (1891, 1898) (ebenso für den Menschen) geäußert: die Tube sollte nicht durch Einschnürung entstehen, sondern ganz neu gebildet werden durch Längenwachstum der Wände des ursprünglichen tubo-tympanalen Raumes.

Aus Hammars Beschreibung geht hervor, daß von der ursprünglichen Verbindung mit dem Schlunde nur der orale Teil bestehen bleibt. Ein primitiver Zustand scheint noch bei der erwachsenen *Manis* aufzutreten, deren Tuba von Eschweiler (1899 beschrieben

wird als eine sehr breite, dorsoventral abgeflachte Röhre. Die Einschnürung scheint also hier nicht oder nur in geringerem Grade wie gewöhnlich stattzuhaben.

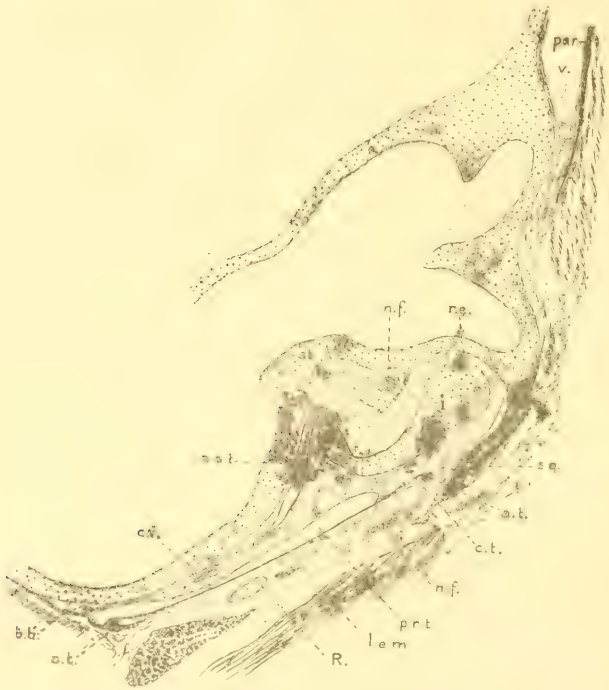
Inzwischen hat die Lage des primären tubo-tympanalen Raumes, welcher anfänglich vom Schlunde aus nach außen schief aufwärts gerichtet war, eine Änderung erlitten und ist jetzt horizontal geworden. Die ursprünglich dorso-mediale und ventro-laterale Wand ist dadurch zu der dorsalen und ventralen Wand geworden. HAMMAR sucht die Ursache dieser Veränderung an erster Stelle in dem die Basis cranii präformierenden Mesenchym, welches einen Druck auf den tubo-tympanalen Raum ausübt: dieser muß nachgeben, sobald er den Zusammenhang mit dem Ectoderm verloren hat und seine Spitze dadurch frei geworden ist. Später finden von neuem Änderungen in der Richtung statt, wodurch der Raum erst, infolge der Entwicklung der Cochlea, mehr vertikal, später durch die Vergrößerung der Schädelhöhle wieder mehr horizontal zu liegen kommt. Weiter unten komme ich auf diese Sache zurück; es wird dann erhellen, daß von den beiden Wänden des primären tubo-tympanalen Raumes die nach der Cochlea gerichtete morphologisch als mediale Wand aufgefaßt werden muß, die gegenüberliegende daher als laterale. Ich werde sie deshalb in der Folge, unabhängig von ihrer jeweiligen Lage, als »mediale« und »laterale Wand« bezeichnen.

Der tubo-tympanale Raum hat jetzt die Form einer abgeflachten Röhre, mit einem kürzeren und schmäleren Tubateile und einem längeren und breiteren tympanalen Teile. Dieser letztgenannte Teil wird von HAMMAR der definitiven Paukenhöhle gleichgesetzt; weil er aber noch durch sekundäre Vergrößerung die Gehörknöchelchen in sich aufnehmen wird, scheint mir die Bezeichnung primäre Paukenhöhle genauer, womit ich also nicht dasselbe meine wie HAMMAR und KASTSCHENKO. Die (mediale) Oberwand der Röhre wird von der Cochlea löffelförmig ausgehöhlt, wodurch ein Vorsprung in das Lumen hinein, das primäre Promontorium, entsteht; in der gegenüberliegenden Wand verursacht das Manubrium Mallei eine Impressio manubrii. Hinter dem Recessus anterior ist ein zweiter Recessus, die hintere Paukenfelltasche, Recessus Membranae tympani posterior entstanden, vom ersteren getrennt durch die Incisura Tensoris tympani.

Die Gehörknöchelchen liegen als zum Visceralskelette gehörend in den visceralen Bogen und daher im Anfange außer der aus der Schlundtasche entstandenen primären Trommelhöhle (Fig. 1). Mit

Ausnahme des Manubrium Mallei liegen sie dorsal von dieser Höhle, in Schleimgewebe eingebettet. Von diesem Gewebe kann man nach Hammar einen tympanalen und einen epitympanalen Teil unterscheiden: jener liegt zwischen der medialen Paukenhöhlenwand und der Wand der Cochlea und umgibt daher auch den Stapes und den unteren Teil des Crus longum Incudis; das epitympanale Schleimgewebe hingegen schließt den übrigen Teil der Incus und den

Fig. 1.



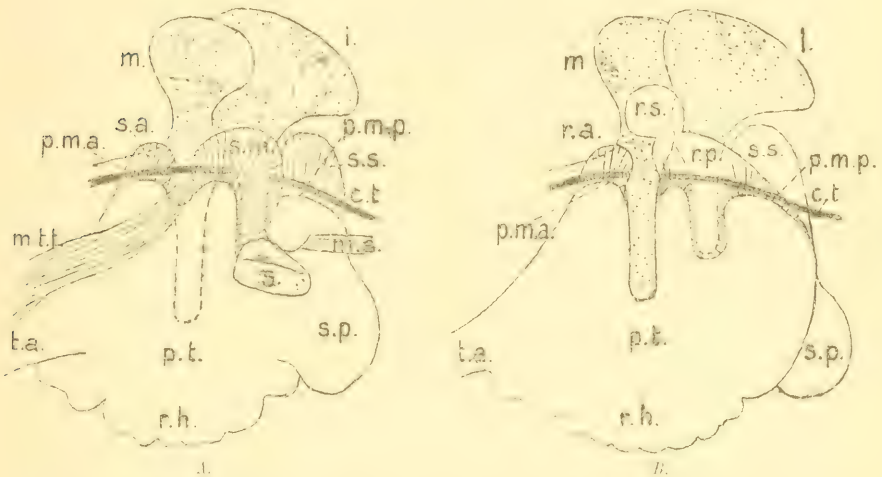
Frontalschnitt durch Ohrkapsel und Paukenhöhle einer neugeborenen *Tupaja*. *a.st.* Art. stapedia; *a.t.* Annulus tympanicus; *b.b.* Bindegewebe in der ventralen Paukenhöhlenwand; *c.i.* Carotis interna; *c.t.* Chorda tympani; *i.* Incus; *l.e.m.* Lamina epithelialis meatus und Trommelfell; *n.f.* N. facialis; *par.* Parietale; *pr.t.* primäre Paukenhöhle; *R.* Reichertsche Knorpel; *r.e.* Recessus epitympanicus, noch mit Schleimgewebe ausgefüllt; *sq.* Squamosum; *v.* Vene (im Meatus temporalis); *st.* Stapes.

Malleus (mit Ausnahme des Manubrium) ein. Weil man dieses Schleimgewebe anfänglich als freien Schleim betrachtete, welcher die embryonale Paukenhöhle ausfüllen sollte, hat es eine ziemlich große Verwirrung in der Literatur veranlaßt. Die Ursache dieses Irrtums ist zu suchen in der Tatsache, daß das tympanale Schleimgewebe durch Dickenwachstum die Paukenhöhle zusammendrückt, wodurch deren Wände sich nähern und das Lumen stark eingeengt wird.

Von Tröltsch (1881) hat dies zuerst genauer beschrieben. Bei der später stattfindenden Resorption des Schleimgewebes werden die Gehörknöchelchen in die Paukenhöhle aufgenommen, umgeben von Schleimhautfalten, die aus dem Epithel dieser Höhle entstehen. Die Trommelhöhle hat jetzt alle ihre wesentlichen Bestandteile in sich aufgenommen und erfährt von jetzt ab nur noch Änderungen in der Form und Größe, um ihre endgültige Ausbildung zu erlangen.

Bezüglich des Zeitpunktes des Verschwindens des Schleimgewebes lauten die Angaben verschieden. Während einige Autoren, wie

Fig. 2.



Die Anlage der Sacci, schematisch dargestellt mit Benutzung von Abbildungen und Beschreibung von Hammar, *A* von der medialen, *B* von der lateralen Seite. *c.t.* Chorda tympani; *i.* Incus; *m.* Malleus; *m.s.* Musc. stapedius; *m.t.t.* Musc. tensor tympani; *p.m.a.*, *p.m.p.* Plica malleolaris ant. und post.; *p.t.* primäre Paukenhöhle; *r.a.*, *r.h.*, *r.p.*, *r.s.* Recessus ant., hypotymp., post., sup.; *s.* Stapes; *s.a.*, *s.m.*, *s.p.*, *s.s.* Saccus ant., medius, post., sup.; *t.a.* Tuba auditiva.

Kölliker (1879) (für verschiedene Säugetiere) und Wendt (1873) (für den Menschen) diesen Punkt bis nach der Geburt verschieben, lassen v. Tröltsch, Siebenmann (1898), Hammar usw. den Prozeß beim Menschen schon vor der Geburt anfangen oder selbst ganz ablaufen. Wichtiger ist für uns die Weise, in welcher diese Ausweitung der Paukenhöhle stattfindet. Hammar gibt für den Menschen eine ausführliche Darstellung. Die Vergrößerung geschieht hier in drei Richtungen s. Fig. 2): nach oben, nach hinten und nach unten. Nach hinten wird eine Ausbuchtung, der Saccus posterior (Hammar) gebildet, wodurch die Fenestra cochleae in die Paukenhöhle aufgenommen wird; unten (an der Grenze der medialen und

der lateralen Wand) entsteht eine kleine, unregelmäßige, zellige Ausbuchtung, der Recessus hypotympanicus. Am wichtigsten jedoch ist die dorsale Vergrößerung. Dieselbe ist nicht gleichmäßig, infolge von Barrieren, welche an verschiedenen Stellen der Ausweitung Widerstand leisten. Hierzu gehören die Gehörknöchelchen, die Chorda tympani, die Sehne des Musc. tensor tympani und die Ligamente, durch welche die Gehörknöchelchen befestigt sind. Demzufolge bildet die Schleimhaut der Paukenhöhle Ausbuchtungen, die voneinander getrennt werden durch Falten, in deren Ränder die genannten Organe aufgenommen sind.

In dieser Weise wird zuerst die sekundäre Ausweitung der Paukenhöhle von der sagittal verlaufenden Chorda tympani in eine laterale und eine mediale Abteilung geteilt. Zu der ersteren gehört die obere Paukenfelltasche (Recessus Membranae tympani superior), gewöhnlich vom Rec. posterior, bisweilen vom Rec. anterior ausgehend, und lateral vom Malleus und Incus liegend. Die Ausweitung der medialen Abteilung erfährt an zwei Stellen Widerstand, und zwar von der Sehne des Tensor tympani (welche vom oberen Ende des Manubrium mallei, dort wo dieses in der Incisura Tensoris liegt, medialwärts zur Labyrinthwand geht) und vom Stapes zusammen mit dem Crus longum des Amboßes. In dieser Weise entstehen drei Ausbuchtungen, von Hammar Saccus anterior (vor dem Tensor tympani), S. medius (zwischen Tensor tympani und Stapes) und S. superior (hinter dem Stapes) genannt (s. Fig. 2). Die Chorda tympani kommt zu liegen in eine Schleimhautfalte (die spätere vordere und hintere Tröltzsche Falte, Plica malleolaris anterior und posterior), welche die Sacci trennt von den Rec. anterior und posterior, während der Musc. tensor tympani in derselben Weise die Plica tensoris tympani zwischen Saccus anterior und medius entstehen läßt. Indem Saccus medius und superior sich vergrößern, umhüllen sie den Steigbügel; der erstere breitet sich weiter um Amboß und Hammer und ihre Ligamente aus, wodurch die Gehörknöchelchen jetzt zum größten Teile frei sind, nur von der Schleimhaut bekleidet. Von den hierbei entstandenen Schleimhautfalten werden viele (z. B. diejenige, welche Saccus medius und superior trennt) später wieder aufgelöst.

Derjenige Teil der sekundären Paukenhöhle, welcher den Hammer (mit Ausnahme des Manubrium) und den Amboß (mit Ausnahme des Crus longum) enthält und von Saccus medius und superior gebildet wird, kommuniziert nur durch eine engere Partie, den Isthmus

tympani nach vorn von der Plica tensoris begrenzt, mit der übrigen Paukenhöhle. Zusammen mit dem Rec. superior bildet er zugleich diejenige Abteilung der Paukenhöhle, welche lateralwärts nicht vom Trommelfelle begrenzt wird. Man unterscheidet ihn als Recessus epitympanicus (Atticus tympanicus, Aditus ad antrum); er entspricht dem epitympanalen Schleimgewebe.

Die Resorption des Schleimgewebes findet gewiß nicht bei allen Säugetieren in der beschriebenen Weise statt. Schon bei menschlichen Embryonen finden sich nach Hammar Abweichungen vor. Ganz anders aber muß die Resorption bei den *Monotremen* geschehen. Bei diesen beschreibt Eschweiler (1899) als »Atticus tympanicus« eine Abteilung der Paukenhöhle, welche weit mehr enthält als der Atticus der höheren Säugetiere, und zwar Fenestra vestibuli und cochleae und die ganze Kette der Gehörknöchelchen, außer dem Manubrium. Mit der zweiten Abteilung der Paukenhöhle, in welche die Tuba auditiva einmündet, ist sie vereinigt durch eine kleine Öffnung, welche vor dem Hammer und medialwärts vom Proc. Folii sich befindet. Es scheint hier also der ganze sogenannte »Atticus« durch Vergrößerung des Saccus anterior zu entstehen, indem dieser sich ausbreitet über das ganze Gebiet, welches beim Menschen Saccus medius, superior und posterior umfassen. Das die beiden Abteilungen trennende Septum schließt den Tensor tympani ein.

Nach der Bildung des Rec. epitympanicus hat die Paukenhöhle etwa zur Zeit der Geburt einen Zustand erreicht, welcher ihr gestattet ihre Tätigkeiten zu verrichten. Bei einigen Säugetieren bleibt sie während des ganzen Lebens in diesem Zustande. Sie bildet jetzt einen abgeflachten, fast horizontalen Raum, an welchen eine mediale, eine laterale und, als Folge der Entstehung des Rec. epitympanicus, eine dorsale Wand zu unterscheiden sind. Orale, caudale und ventrale Wände sind nicht ausgeprägt, indem an diesen Stellen die übrigen Wände allmählich ineinander übergehen.

Wie schon aus dem auf S. 327 Bemerkten gefolgert werden kann, sind die Ausdrücke »medial«, »lateral« usw. hier nur cum grano salis zu verstehen: die Wände der Paukenhöhle können während der Entwicklung Lageveränderungen erfahren und haben außerdem bei verschiedenen Säugetieren eine verschiedene Lage. Ich habe die obengenannten Ausdrücke gewählt, zuerst weil dieselben gewöhnlich am meisten den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, und zweitens weil die hiermit übereinstimmende Lage als die für Säugetiere ursprüngliche betrachtet werden kann. Wenn ich

deshalb in der Folge von »medialer«, »lateraler« Wand usw. rede, meine ich diese Ausdrücke im oben festgestellten Sinne, während ich die Bezeichnungen »innen«, »außen«, »oben«, »unten« in ihrer wirklichen, dem jeweiligen Falle entsprechenden Bedeutung anwende.

2. Der äußere Gehörgang und das Trommelfell.

Bei der Darstellung der Entwicklungsgeschichte des äußeren Gehörganges halte ich mich an erster Stelle an die zwei vollständigsten und der Hauptsache nach miteinander übereinstimmenden Untersuchungen von Kastschenko und von Hammar, indem ich für die übrige Literatur auf die auf S. 324 genannten Übersichten verweise.

Die alte Huschkesche Auffassung, daß der äußere Gehörgang aus der ersten Kiemenspalte sich entwickle, ist von den Forschern der letzten Zeit ziemlich allgemein bestätigt worden. Die erste (ectodermale) Schlundfurche ist im Anfange nur an ihrem dorsalsten Ende mit dem Entoderm der Schlundtasche in Berührung und ist dementsprechend an jener Stelle etwas vertieft (das »obere Ohrgrübchen« Kastschenkos). Mit dem Zurücktreten des Zusammenhanges von Ectoderm und Entoderm verschwindet auch dieses Grübchen; es beteiligt sich daher nach den übereinstimmenden Angaben von Kastschenko und Hammar nicht an der Bildung des äußeren Gehörganges, dieser entsteht sekundär aus einer mehr ventral liegenden Partie der ersten Schlundfurche, es sei, daß diese Partie durch Auswachsen der Umgebung, also mehr passiv, eine tiefere Lage einnimmt (eine Meinung, u. a. auch von Kastschenko vertreten), es sei, daß sie (wie Hammar in Übereinstimmung mit Kölliker und andern es will) selbständig nach innen wächst. Das Resultat ist für beide Fälle dasselbe: die Bildung einer kurzen, hohlen Röhre, des primären äußeren Gehörganges (Hammar). Das von älteren Autoren oft erwähnte Fehlen einer Lichtung in diesem Teile des Gehörganges scheint wohl immer sekundär zu sein und durch Verdickung des Epithels oder durch Ausfüllung mit Vernix caseosa verursacht zu werden.

Der primäre Gehörgang legt sich mit seiner Spitze derjenigen der primären Paukenhöhle an, also den zwei Paukenfelltaschen gegenüber. Gehörgang und Trommelhöhle sind voneinander getrennt durch eine dicke Bindegewebeschicht, das primäre Trommelfell (Hammar), in welcher das Manubrium und der Proc. brevis mallei eingelagert sind. Der definitive Gehörgang entsteht nach Hammars

Darstellung dadurch, daß von der Spitze des primären in ventromedialer Richtung eine solide Epithelplatte, die Lamina epithelialis meatus, auswächst und sich unter die laterale Wand der Paukenhöhle schiebt. Der Gestalt dieser Wand entsprechend ist die Lamina epithelialis viel breiter als der primäre Gehörgang, welcher daher wie ein Stiel an ihren oberen Rand angeheftet ist. Nur ein kleiner, an den primären Gehörgang stoßender Teil der Platte wird von der Paukenhöhle nicht bedeckt, weshalb man einen größeren tympanalen und einen kleineren nichttympanalen Teil der Lamina unterscheiden kann. Durch diese Umwandlung wird es bedingt, daß auch das Paukenfell sich ventralwärts ausdehnt; es ist dabei dünner geworden und nunmehr zur Pars tensa des definitiven Trommelfells umgebildet. Dieselbe liegt naturgemäß in derselben Richtung wie die primäre Paukenhöhle selbst; ihre Ebene ist demnächst anfänglich schräg und erfährt später dieselben Änderungen in der Lage wie jene Höhle. Hammar bemerkt mit Recht, daß die Frage, welcher Anteil der Schließmembran der ersten Schlundspalte und dem ersten Schlundbogen selbst für die Bildung des Trommelfelles zukomme, keinen Zweck habe, weil zu jener Zeit, in welcher zum ersten Male von einem Paukenfelle gesprochen werden kann, Schließmembran und Schlundbogen nicht mehr zu unterscheiden seien. Er schreibt: »Es läßt sich natürlich gar nicht von einem Paukenfell sprechen, so lange die beiden Gebilde, welche es begrenzen sollen [d. h. Paukenhöhle und äußerer Gehörgang] in ganz getrennten Niveaus liegen.« Noch viel weniger aber kann man von einem Paukenfelle reden, wenn der Gehörgang noch gar nicht besteht und dies tut Hammar, wenn er das ganze Paukenfell von einem anfänglich im Grunde der ersten Schlundfurche liegenden Höcker herleitet. Für diese Herleitung scheint mir gar kein Grund zu bestehen und Hammar gibt ja später selbst zu, daß das Material für die Membrana propria zum Teil wohl auch von dem umgebenden Bindegewebe herstamme.

Später bekommt die Lamina epithelialis ein Lumen, welches mit demjenigen des äußeren Gehörganges in Verbindung tritt. Der definitive Gehörgang ist daher, wie Hammar darlegt, aus drei Teilen zusammengesetzt:

1) Einem aus dem primären Gehörgang entstandenen Teile, durch das Auftreten von Haaren und Drüsen in seiner Wand gekennzeichnet.

2) Einem kleinen intermediären Abschnitte, aus dem nicht-

tympanalen Teile der Lamina epithelialis entstanden und vom ersteren durch das Fehlen der Haare und Drüsen unterschieden.

3) Demjenigen Teile, der aus dem tympanalen Teile der Lamina entsteht und daher medialwärts von der Pars tensa des Trommelfells begrenzt wird. Dieser Teil bildet einen breiten, aber kurzen Blindsack des äußeren Gehörganges, den Recessus meatus acustici externi.

Diese der Entwicklungsgeschichte entnommene Einteilung bleibt auch später gültig. Ausschließlich im erstgenannten Teile wird Knorpel im Boden des Gehörganges gebildet und nur aus diesem Teile entsteht also der knorpelige Gehörgang. Der Boden des zweiten und dritten Teiles zusammen bildet die Lamina tympanica fibrosa (Symington, Schwalbe). Bei vielen Säugetieren bleibt diese Lamina häutig, gewöhnlich aber verknöchert sie (siehe unter »Tympanicum«), knorplig wird sie nie. Nur bei *Echidna* scheint eine Ausnahme dieser letzten Regel zu herrschen. Wie Ruge gezeigt hat, ist nämlich bei diesem Tiere der knorplige Gehörgang mit dem Hyoidbogen vereinigt durch eine knorplige »tympanale Schlußplatte«, welche dem Trommelfell gegenüber liegt, also dort, wo andernfalls die Lamina fibrosa auftritt.

Während also die beiden proximalen Teile des äußeren Gehörganges bezüglich ihres Bodens übereinstimmen, ist ihre obere Wand verschiedentlich. Bekanntlich sind am Trommelfelle des Menschen und der meisten Säugetiere im erwachsenen Zustande zwei Teile zu unterscheiden: eine Pars tensa und eine Pars flaccida (Membrana Shrapnelli); die letztere liegt dorsal vom Proc. brevis mallei und ihr fehlt eine Membrana propria; bei *Echidna* enthält sie Muskeln (Eschweiler, 1899). Beide Teile sind scharf voneinander zu trennen. Nur die Pars tensa wird von der primären Paukenhöhle und dem tympanalen Teile der Lamina epithelialis begrenzt, die Pars flaccida entsteht erst viel später zugleich mit der Bildung des Rec. epitympanicus. Dieser ist nämlich vom Dache des Gehörganges (und zwar vom mittleren der drei Teile) getrennt durch eine Wand, welche entweder ganz knöchern ist, oder ganz oder teilweise häutig. Im ersteren Falle fehlt eine Pars flaccida (z. B. bei *Manis*, nach Eschweiler, 1899), im letzteren dagegen wird der häutige Teil als Pars flaccida bezeichnet[1]. Bei *Rodentia* und *Ruminantia* wird sie bis-

[1] Die Entstehungsweise der lateralen Begrenzung der Pars flaccida, wie dieselbe von Hammar beim Menschen beschrieben wird (nämlich aus einer anfänglich soliden, nachher ausgehöhlten Falte des Dachteils der Lamina epi-

weilen so groß, daß Hyrtl (1845) sie als »accessorisches Paukenfell« beschrieben hat. Anderweitige Modifikationen findet man bei den *Marsupialiern*, *Ungulaten* und *Cetaceen* (vgl. den »Systematischen Teil«).

Die Pars flaccida wird demnach lateralwärts begrenzt von demjenigen Teil des Gehörganges, welcher aus dem nicht-tympanalen Teile der Lamina epithelialis entstanden ist, medialwärts dagegen vom Rec. epitympanicus. Beim Menschen ist vom letzteren nur die vom Rec. superior gebildete Abteilung hieran beteiligt, während der übrigbleibende Teil des Recessus epitympanicus lateralwärts vom Squamosum abgeschlossen wird.

II. Die postembryonale Entwicklung der Paukenhöhle.

Während der äußere Gehörgang nach der Geburt außer einer Verlängerung und Erweiterung keine wichtigen Umwandlungen erfährt, behält die Paukenhöhle nur bei wenigen Säugetieren die oben beschriebene Form und Ausdehnung. Die spätere Vergrößerung ist aber weniger die Folge eines gleichmäßigen Wachstums (Paukenfell und Gehörknöchelchen haben bei der Geburt schon fast ihre bleibende Größe erreicht), als vielmehr erstens die einer Rotation des Trommelfells, wodurch die Paukenhöhle geräumiger wird und eine ventrale Wand bekommt, und zweitens der Entstehung von Nebenhöhlen.

1. Die Paukenhöhle im engeren Sinne.

Die laterale Wand der primären Paukenhöhle wird vom Trommelfell geliefert, die mediale von dem Teile der Schädelwand, welcher dem Trommelfelle gegenüber liegt. Zusammen mit dem Rec. epitympanicus enthält sie alle charakteristischen Bestandteile der Paukenhöhle (Gehörknöchelchen; die beiden Fenestrae; Ostium tympanicum tubae); primäre Paukenhöhle und Rec. epitympanicus sind deshalb die einzigen notwendigen Bestandteile der Paukenhöhle: man kann sie beide zusammen als Paukenhöhle im engeren Sinne bezeichnen.

Als die ursprüngliche Stellung des Paukenfells bei den Säugetieren ist eine fast horizontale anzunehmen und zwar aus zwei Gründen. Erstens wird eine geringe Inclination, namentlich bei den

thelialis, an der Grenze des tympanalen und des nicht-tympanalen Teils), scheint mir sekundär zu sein; jedenfalls beeinflußt dieselbe die spätere Beschaffenheit nicht.

niedersten Säugetierordnungen angetroffen (*Monotremen*; viele *Insectivoren*: *Centetidae*, *Erinaceidae*, *Soricidae*, *Talpidae*). Und zweitens ist der Inclinationswinkel auch bei den Säugetieren, bei denen er im erwachsenen Zustande groß ist, anfänglich kleiner: später nimmt das Paukenfell dann durch Drehung um eine wagerechte Achse einen mehr aufgerichteten Stand ein.

Die Ursache dieses Unterschiedes zwischen den primitiven Säugetieren und den niederen Vertebraten, bei denen das Paukenfell sich immer einem vertikalen Stande mehr oder weniger nähert, muß gesucht werden in der Volumszunahme der Schädelhöhle und zwar namentlich in ihrem temporalen Teile. Hierdurch wurde nicht nur die Ohrkapsel herabgedrückt (s. »Petrosum«), sondern auch das gegenüberliegende Paukenfell. Falls diese Auffassung richtig ist, so muß bei diesem Vorgange der obere Rand des Paukenfells lateralwärts gerückt sein und hat die Drehung also stattgefunden um eine durch den unteren Rand des Trommelfells gedachte Achse. Als eine Reminiscenz an niedere Vertebraten kann vielleicht die von Hammar bei menschlichen Embryonen konstatierte und oben (S. 327) beschriebene Tatsache aufgefaßt werden, daß der primäre tubo-tympanale Raum im Anfange einen schräg aufgerichteten Stand einnimmt, dann aber während der Entwicklung einer nach unten gerichteten Drehung unterliegt. Auch Hammar bringt ja diese Bewegung mit der Entwicklung des Temporallobus des Gehirns in Zusammenhang.

Während der phylogenetischen Entwicklung der Säugetiere hat eine zweite Rotation stattgefunden, durch welche der Inclinationswinkel des Paukenfells wieder vergrößert worden ist. Zum Teil ist diese Drehung wahrscheinlich die Folge der den Säugetieren eigentümlichen starken Entwicklung der Cochlea, wodurch auf den ventralen Teil des Paukenfells ein nach unten gerichteter Druck ausgeübt wird. Eine entsprechende Drehung des tubo-tympanalen Raumes in der Ontogenie wird von Hammar ebenso durch die Vergrößerung der Cochlea erklärt (s. S. 327). Namentlich aber steht sie in Zusammenhang mit der Entstehung einer ventralen Wand und deshalb mit der Erweiterung der Paukenhöhle. Weil diese Wand bei niederen Säugetieren noch fehlt oder wenig entwickelt ist, wird hierdurch die geringe Größe des Inclinationswinkels bei denselben erklärt. Die ventrale Wand der Paukenhöhle dehnt sich zwischen dem Schädel und dem unteren Rand des Paukenfells aus und entfernt dieselben voneinander. Die Rotation hat demnach ebenso wie die

oben beschriebene um eine wagerechte Achse statt; jetzt aber ist der untere Rand des Trommelfells bewegbar und die Achse muß durch dessen oberen Rand gehend gedacht werden.

Bei *Monotremen* fehlt die ventrale Wand der Paukenhöhle fast ganz und dies, zusammen mit der geringen Entwicklung der Cochlea, erklärt die sehr schräge Lage ihres Paukenfells. Dieselbe Tatsache ist außerdem ein Argument für die Annahme, daß eine ventrale Wand der Paukenhöhle in der den Säugetieren eigentümlichen Gestalt phylogenetisch erst bei den Säugetieren entstanden sei. Hiermit in Übereinstimmung ist auch die ontogenetisch späte Bildung dieser Wand und daher auch das späte Stattfinden der Drehung des Paukenfells.

Infolge dieser Rotation kann die Stellung des Paukenfells sekundär wieder vertikal oder fast vertikal werden (die meisten *Rodentia*, *Carnivora*, *Ungulata* usw.); meistens aber ist der Inclinationswinkel kleiner.

Auch der Declinationswinkel ist in den meisten Fällen klein, am größten scheint er bei den *Phocidae* sein zu können.

2. Die Nebenhöhlen.

Unter dem Begriffe Nebenhöhlen fasse ich alle diejenigen Höhlen zusammen, welche mit der Paukenhöhle kommunizieren, aber keine für die Gehörfunktion unerläßlichen Organe enthalten. Sie können daher im Gegensatz zu den Bestandteilen der eigentlichen Paukenhöhle (d. h. die primäre Paukenhöhle und der Rec. epitympanicus) auch fehlen. Ebenso wie die Nebenhöhlen der Nasenhöhle entstehen sie als Ausbuchtungen in Verbindung mit Ausstülpungen der Schleimhaut. Sie sind entweder ausschließlich von Bindegewebe umgeben oder haben, und dies ist die Regel, knöcherne Wände. Im letzteren Falle bilden sie die eigentlichen Sinus; falls dieselben von knöchernen Scheidewänden und Trabekeln in kleine untereinander zusammenhängende Abteilungen geteilt sind, werden sie in der Regel als Cellulae bezeichnet.

An fast allen Stellen der Paukenhöhlenwand kann die Schleimhaut sich ausstülpen und Nebenhöhlen hervorrufen. Topographisch sind diese einzuteilen in:

1) epitympanale Nebenhöhlen, welche vom Rec. epitympanicus (oder vom Tegmen tympani) ausgehen;

2) hypotympanale Nebenhöhlen, welche von der primären Paukenhöhle ihren Ursprung nehmen.

Zur ersten Kategorie gehören an erster Stelle diejenigen Höhlen, die sich als Sinus epitympanici durch Resorption der Diploë in die Knochen der Umgebung (Petrosum, Squamosum) ausdehnen und oft eine deutliche Anschwellung dieser Schädelteile hervorrufen. Durch Erweiterung des Foramen pneumaticum, durch welches diese Sinus mit der Paukenhöhle in Verbindung stehen, ist bisweilen keine scharfe Grenze zwischen den beiden Höhlen zu ziehen. In einigen Fällen ist die Knochenresorption so vollständig, daß nur eine große Höhle gebildet wird, meistens aber bleiben Septen oder Trabekel stehen, so daß man von Cellulae mastoideae bzw. squamosae sprechen kann.

Auch die die Pars flaccida des Paukenfells bekleidende Partie der Schleimhaut des Recessus kann eine Ausstülpung bilden, wodurch eine häutige Aussackung über den äußeren Gehörgang gebildet wird (*Cetacea*, *Marsupialia*). Bei den *Marsupialia* kann diese Nebenhöhle sich dann sekundär durch Eindringen in Knochen (Squamosum) vergrößern.

Sowie die Schleimhaut des Rec. epitympanicus überzieht auch diejenige der primären Paukenhöhle einesteils Knochen, anderenteils Bindegewebe. An beiden Stellen kann sie Nebenhöhlen entstehen lassen.

Als membranöse Wandpartie ist zuerst das Paukenfell in Betracht zu ziehen. Dasselbe muß aber, wenn es seine normale Funktion verrichten soll, selbstredend gespannt sein und kann daher keine Ausbuchtung bilden. Dies ist erst dann möglich, wenn es jene Funktion nicht mehr zu vollbringen braucht. Dies ist nun bei den *Cetaceen* der Fall und in der Tat bildet bei den Bartenwalen das Trommelfell (Pars tensa und flaccida zusammen) eine Ausbuchtung, welche nach außen in den äußeren Gehörgang hineinragt.

Viel wichtiger sind aber die Nebenhöhlen, welche von der ventralen Wand der Paukenhöhle entstehen, also von demjenigen Teile der Wand, welcher zwischen dem unteren Rand des Trommelfells und der Schädelwand liegt. Bei den *Cetaceen* entwickeln sich von hier aus große Säcke mit häutigen Wänden; gewöhnlich aber ist die ventrale Wand ganz knöchern und ist die Nebenhöhle (Sinus hypotympanicus) Ursache der Bildung einer knöchernen Blase, der Bulla ossea, an der Schädelbasis.

Entstehungsweise und Wachstum der Bulla ossea sind wenig untersucht worden. Soweit ich aus meinen Beobachtungen folgern kann, fängt die Verknorpelung oder Verknöcherung der ventralen Wand immer schon an kurz nach ihrer Entstehung oder wenigstens wenn von einer Nebenhöhle noch nicht die Rede sein kann. Nament-

lich bei den *Prosimiae* habe ich dies mit Bestimmtheit feststellen können und auch bei *Ungulaten* und *Carnivoren* ist die knöcherne Bulla anfänglich relativ um vieles kleiner als beim erwachsenen Tiere. Die spätere Bildung und Ausdehnung des Sinus hypotympanicus geschieht dann durch Umbiegen der knöchernen Wand, welche dabei eine nach der Paukenhöhle konkave Form bekommt. Daneben scheint aber, besonders bei den *Ungulaten*, eine andre Bildungsweise möglich zu sein und zwar so, daß die Wand von der Paukenhöhle aus resorbiert wird in demselben Maße, als sie außen in Dicke wächst. Ich halte es selbst für sehr wahrscheinlich, daß der letztgenannte Bildungsmodus die Regel sei. Derselbe würde der Hauptsache nach mit demjenigen der diploëtischen Höhlen der Schädelknochen übereinstimmen, welche ja ebenfalls zuletzt viel ausgedehnter seien als der im Anfange von der Diploë eingenommene Raum. Der einzige Unterschied ist, daß im letzteren Falle der Knochen gewöhnlich schon eine gewisse Dicke erreicht hat, bevor die Aushöhlung anfängt und diese also mit der Resorption der schon gebildeten Diploë anfangen muß, während bei der Bildung der Bulla Zuwachs und Aushöhlung Hand in Hand gehen.

Die Zusammensetzung und die Form der Bulla ossea und daher auch die Form der von ihr eingeschlossenen Nebenhöhle ist äußerst variabel und wird im systematischen Teile ausführlich beschrieben werden. An dieser Stelle sollen nur einige Eigentümlichkeiten mehr allgemeiner Art hervorgehoben werden.

In den meisten Fällen beteiligt sich die ganze ventrale Wand an der Aufblähung und ist eine Grenze zwischen Pauken- und Nebenhöhle dadurch nur willkürlich zu ziehen. Nach der obenstehenden Beschreibung der Paukenhöhle muß diese Grenze, das Foramen pneumaticum, etwa übereinstimmend gedacht werden mit der Ebene, welche der Trommelfellrand beschreiben würde, falls das Paukenfell um eine durch seinen oberen Rand gelegte Achse medialwärts rotierte.

Dieser Zustand ist entstanden zu denken aus einer Vergrößerung des Foramen pneumaticum, welches in andern Fällen (*Simiae*, *Canis jubatus* u. a.) eine kleine, scharf umschriebene Öffnung darstellt, indem ferner die beiden Höhlen durch eine Scheidewand getrennt bleiben. Bei Vergrößerung des For. pneumaticum wird diese Scheidewand reduziert und endlich sind nur noch Reste von ihr übrig (*Tupaja*, *Lemuridae*, die meisten *Canidae*), oder sie verschwindet ganz (*Rodentia*, viele *Ungulaten* und *Carnivoren* usw.).

Außer dieser Scheidewand kann man bisweilen noch andern knöchernen Septen und Trabekeln in der Bulla begegnen. Außer den in abweichender Weise entstehenden Scheidewänden der *Herpestoiden* und *Nyctiechidae*, für welche ich auf den systematischen Teil verweise, können dieselben auf zwei verschiedene Weisen gebildet werden. Von diesen ist die eine, eine sekundäre Verknöcherung von Schleimhautfalten, wahrscheinlich Ausnahme. So entstehen vermutlich die von Hyrtl (1845) beschriebenen Osteophyten der Paukenhöhle verschiedener Säugetiere. Regel scheint es aber zu sein, daß die Scheidewände, ebenso wie die in den sonstigen Höhlen der Schädelknochen, einfach dadurch entstehen, daß sie bei der Resorption stehen bleiben.

Der Sinus hypotympanicus kann sich manchmal auch in die umgebenden Schädelknochen ausdehnen, z. B. in das Petrosum (*Prosimiae*, *Simiae*), das Sphenoid (einige *Insectivoren*), das Exoccipitale (*Elephas*).

III. Die Wände der Paukenhöhle und des äußeren Gehörganges.

Am Ende der Entwicklung sind die Höhlen des äußeren und mittleren Ohres aus den folgenden Abteilungen zusammengesetzt:

1) Tuba auditiva (Eustachii);
2) Paukenhöhle im weiteren Sinne;
   a. Paukenhöhle im engeren Sinne;
      primäre Paukenhöhle;
      Recessus epitympanicus;
   b. Nebenhöhlen;
      hypotympanale Nebenhöhlen;
      epitympanale Nebenhöhlen;
3) äußerer Gehörgang.

An der primären Paukenhöhle läßt sich, wie schon dargelegt, der Hauptsache nach eine laterale, eine mediale und eine ventrale Wand unterscheiden. Die laterale Wand wird gebildet von der Pars tensa des Paukenfells, die mediale von demjenigen Teile der Schädelwand, welcher gegenüber dem Trommelfell liegt. An diesem Schädelteile muß das Petrosum immer beteiligt sein, im übrigen ist es naturgemäß ziemlich gleichgültig, welche Knochen die Paukenhöhle begrenzen. Es sind aber nur Alisphenoid und Squamosum (nur bei *Echidna* auch das Pterygoid), welche manchmal mit dem Petrosum die mediale Paukenhöhlenwand bilden.

Die infolge der Rotation des Trommelfells entstehende ventrale Wand bleibt nur selten ganz häutig (*Sirenia*, *Orycteropus*); in den meisten Fällen verknorpelt oder verknöchert sie teilweise oder vollständig. Sie schließt auch den Sinus hypotympanicus ein und bildet die Bulla ossea des Schädels.

Der Rec. epitympanicus liegt dorsal von der primären Paukenhöhle. Seine Wände werden gewöhnlich von Petrosum, Squamosum und Pars flaccida des Paukenfells gebildet. Von ihm geht meistens der Sinus epitympanicus aus, welcher in der Regel von Squamosum und Pars mastoidea umgeben wird.

An der Tuba auditiva ist ein Ostium tympanicum und ein Ost. pharyngeum zu unterscheiden. Nicht selten wird sie von der Paukenhöhle an eine Strecke weit von knöchernen Wänden umgeben; dieser Teil wird dann als Pars ossea tubae (oder Tuba ossea) unterschieden. Der übrige Teil hat nur knorplige oder häutige Wände.

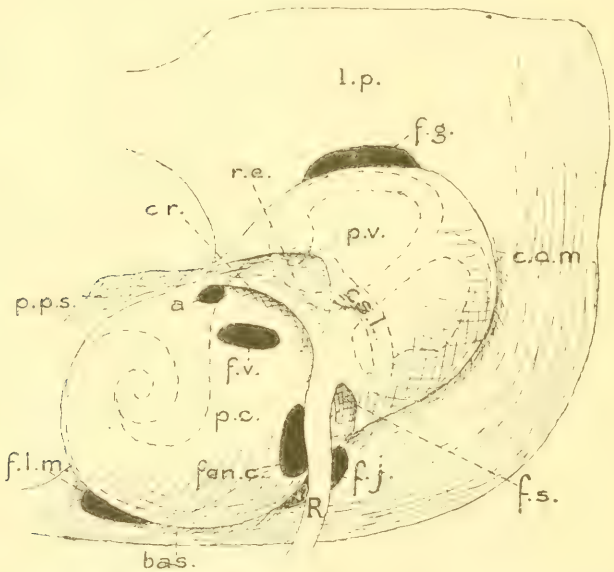
Auch der äußere Gehörgang besitzt einen knöchernen und einen knorpligen Teil (Meatus acusticus externus osseus und cartilagineus). Jener wird in der Folge näher beschrieben werden. Der Knorpel des Gehörganges, bei *Echidna* nach Ruges Darstellung noch mit dem Knorpel des Zungenbeinbogens in Zusammenhang, ist bei den übrigen Säugetieren selbständig geworden. Übrigens erwähne ich von ihm nur, daß er in einigen Fällen teilweise verknöchern kann. Mitunter ist diese Verknöcherung unregelmäßig und nicht konstant (z. B. beim *Pferde*), in andern Fällen ist es eine konstante Erscheinung (siehe *Rodentia*, *Dasypodidae*, *Macroscelididae* im systematischen Teile).

Die Knochen, welche an der Begrenzung der Paukenhöhle mitsamt ihren Nebenhöhlen teilnehmen können, sind:

1) Petrosum,
2) Squamosum,
3) Tympanicum,
4) Alisphenoid,
5) Entotympanicum,
6) Basiphenoid,
7) Basioccipitale,
8) Exoccipitale,
9) Pterygoid,
10) Teile von Kiefer- und Hyoidbogen.

Von diesen Knochen sind nur Petrosum und Tympanicum notwendige Bestandteile der Paukenhöhlenwand, jenes weil die Fenestra vestibuli und cochleae sich in ihm befinden, dieses weil es das Paukenfell trägt. Alle übrigen sind entbehrlich und können jeder zu seiner Zeit fehlen. Das Squamosum fehlt jedoch nur selten (*Ornithorhynchus*, *Rodentia*, *Manatus*), weshalb man Petrosum, Tympanicum und Squamosum als Schläfenbein (Os temporale) zu-

Fig. 3.



Ohrkapsel und Umgebung eines Säugerembryos, halb schematisch, mit Benutzung von Figuren von Ficalbi und Fischer. *a.* Apert. tympanica can. facialis; *bas.* Basalplatte; *c.o.m.* Cartilago occipitomastoidea; *cr.* Crista facialis; *c.s.l.* Canalis semicirc. lateralis; *fen.c.* Fen. cochleae; *f.g.* For. jugulare spurium; *f.j.* For. jugulare; *f.l.m.* For. lacerum anterius (medium); *f.s.* For. stylomastoideum primitivum; *f.v.* Fen. vestibuli; *l.p.* Lamina parietalis; *p.c.* Pars cochlearis; *p.p.s.* Proc. perioticus superior; *p.v.* Pars vestibularis; *R.* Reichertsche Knorpel; *r.e.* Innenwand des Rec. epitympanicus.

sammenfassen kann; diesem der menschlichen Anatomie entnommenen Namen kann aber natürlich nur deskriptiver Wert zuerkannt werden.

Durch die mediale und dorsale Wand wird die Paukenhöhle von der Schädelhöhle, durch die ventrale und laterale von der Außenwelt getrennt. Die beiden erstgenannten Wände sind Teile der ursprünglichen Schädelwand: sie würden auch falls die Paukenhöhle fehlte existieren. Dies ist jedoch nicht der Fall mit den beiden übrigen Wänden: ihr Dasein ist von der Paukenhöhle abhängig, zu deren Beschützung sie ausschließlich entstanden sind. Man würde deshalb

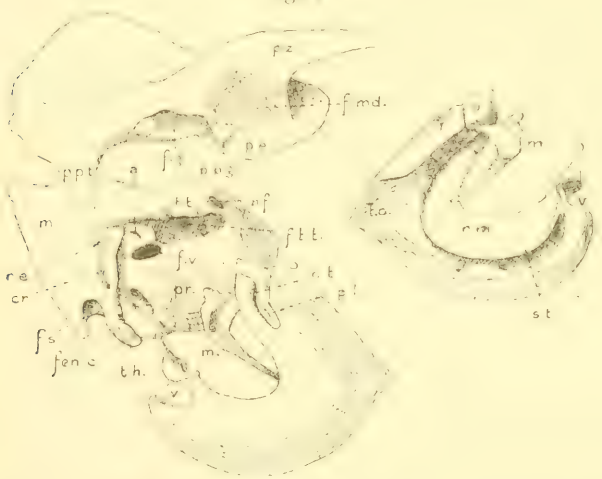
auch nach diesem Prinzip die Knochen der Paukenhöhle in verschiedene Gruppen einteilen können, wenn nicht mehrere von ihnen (Petrosum, Alisphenoid, Squamosum) an der Bildung sowohl der ventralen als der medialen Wand teilnehmen könnten.

1. Das Petrosum.

Das Petrosum (Petromastoid, Perioticum) entsteht der Hauptsache nach durch Verknöcherung der knorpligen Wand des Labyrinthes, der Ohrkapsel.

Die Ohrkapsel der Säugetiere (Fig. 3) unterscheidet sich, wie

Fig. 4.



Die einzelnen Teile des Schläfenbeines einer neugeborenen *Ovis cycloceros* Hutton, von der lateralen Seite, das Tympanicum auch von der medialen Seite aus gesehen. *a.* Apertura tympanica can. facialis; *cr.* Crista facialis; *c.t.* Öffnung für Meckelsche Knorpel und Chorda tympani; *fen.c.* Fen. cochleae; *f.g.* For. postglenoideum; *f.md.* Fossa glenoidea (mandibularis); *f.t.t.* Fossa muscularis major (tensoris tympani); *f.v.* Fen. vestibuli; *h.f.* Hiatus facialis; *m.* Malleus; *m.* (im Petrosum) Pars mastoidea; *o.* Ossiculum access. mallei; *p.e.* Pars entoglenoidea des Squamosum; *p.l.* Proc. Folii; *p.p.g.* Proc. postglenoideus; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pr.* Promontorium; *p.z.* Proc. zygomaticus (jugalis); *r.e.* mediale Wand des Rec. epitympanicus; *r.m.* Recessus meatus acust. ext.; *s.t.* Sulcus tympanicus; *t.h.* Tympanohyale; *t.o.* Ausbuchtung für die Tuba Eustachii; *t.t.* Tegmen tympani; *v.* Vagina für das Hyoid.

namentlich Gaupp (1901 darlegt, in einigen wichtigen Hinsichten von den niederen Vertebraten. Einer dieser Unterschiede ist die Folge der größeren Ausdehnung der Cochlea: mit dieser ist auch die Ohrkapsel vergrößert und zwar auf Kosten der Basalplatte des Primordialcraniums: »Grob mechanisch kann man sich vorstellen, daß bei den Amnioten der Ductus cochlearis des häutigen Labyrinthes in die Basalplatte hineingewachsen sei und einen Teil der-

selben zur Pars cochlearis umgestaltet habe. Dieser Prozeß ist am weitesten gediehen bei den Säugern« (l. c., S. 977).

Die Ohrkapsel der Säugetiere wird demnach von einer Pars cochlearis und einer Pars vestibularis s. canalium (semicircularium) gebildet. Die erstere bedingt eine Einbuchtung der medialen Paukenhöhlenwand, das Promontorium (s. Fig. 3 und 4). In diesem befinden sich nahe am oberen Rande die Fenestra vestibuli ovalis) und hinten die Fen. cochleae (rotundae). Seine Anschwellung ist bei den verschiedenen Säugetieren sehr verschieden: bei den *Monotremen* ist sie infolge der schwachen Entwicklung der Cochlea kaum bemerkbar.

Als weiterer Unterschied von den Reptilien sind die Ohrkapseln der Säuger basalwärts niedergelegt und relativ klein im Verhältnis zu dem Gesamtcranium (Gaupp, 1901, S. 991). Ursache hiervon ist die Ausdehnung der großen Gehirnhemisphären, welche die Ohrkapseln niederdrücken und sich über dieselben ausbreiten. Demzufolge liegen Pars cochlearis und vestibularis nicht vertikal übereinander, wie bei niederen Vertebraten (vgl. Gaupp, 1900), sondern die letztere ist im Verhältnis zur ersteren nach hinten und außen gerückt.

Diese Änderung in der Lage der Ohrkapsel ist neben anderm auch von Einfluß auf die dorsale Paukenhöhlenwand. Dieselbe wird nämlich zum Teil gebildet von der Prominentia canalis semicircularis lateralis, einem vom horizontalen Bogengang bedingten Wulst der lateralen Wand der Ohrkapsel. Bei *Lacerta* hat dieser Wulst noch einen wagerechten Verlauf (Gaupp 1900), bei den Säugern jedoch ist infolge der Stellungsänderung der Ohrkapsel auch der horizontale Bogengang und dessen Wulst verschoben worden und zwar so, daß ihr hinteres Ende nach unten gerückt ist und der Wulst daher mehr in der oberen hinteren Wand der Paukenhöhle zu liegen kommt. Dennoch muß dieser Teil der Wand, und zwar aus denselben Gründen wie schon oben (S. 331) angegeben, noch der dorsalen Paukenhöhlenwand zugerechnet werden.

Der untere Rand der Prominentia canalis lateralis bildet die Grenze zwischen der lateralen Wand der Pars cochlearis und derjenigen der P. vestibularis und verdeckt die Fen. vestibuli und den N. facialis. An ihrem Außenrand trägt sie eine Leiste, welche wahrscheinlich zum Teil der Crista parotica der Lacertilien gleichzusetzen ist; wie bei diesen ist bei den Säugern der Reichertsche Knorpel an dieser Leiste befestigt. Vor dieser Anheftungsstelle gabelt sich die Leiste in zwei Zweige, von denen der eine, welchen ich

Crista facialis nenne, in einer vertikalen Ebene liegend, lateral vom Facialis bleibt und der zweite eine höhere Stelle einnimmt und gewöhnlich horizontal nach außen gerichtet ist. Die zwei Zweige schließen einen Teil der Wand der Pars vestibularis (der Ohrkapsel bzw. des Petrosum) zwischen sich ein; dieser Teil ist die mediale Wand des Rec. epitympanicus, dessen Dach von der oberen Leiste gebildet wird (s. Fig. 3 und 4). An diesem Teile der Ohrkapsel ist der kurze Schenkel des Amboßes durch Bandheftung befestigt. Das Dach des Recessus ist oft nach vorn verlängert als Dach des vorderen Teils der Paukenhöhle.

In der menschlichen Anatomie bezeichnet man nur das Dach des Recessus mit seiner vorderen Verlängerung als Tegmen tympani (Fig. 4); jener Teil der Prominentia can. lateralis, welcher den Facialis bedeckt, gehört demnach beim Menschen nicht zum Tegmen tympani. Bei den übrigen Säugetieren ist durch die geringere Höhe des Recessus die Grenze zwischen beiden Teilen oft weniger deutlich und wird gewöhnlich auch der letztgenannte Teil mit zum Tegmen tympani gerechnet. Bei *Ornithorhynchus* fehlt der Rec. epitympanicus und daher auch dessen Dach mit seiner oralen Fortsetzung; die Crista facialis ist aber vorhanden.

Es ist wahrscheinlich, daß nur die Crista facialis und nicht, wie Gaupp (1900) vermutet, das ganze Tegmen tympani mit der Crista parotica der niederen Vertebraten homologisiert werden muß. Das Dach des Recessus ist eine spätere Erwerbung als Folge des Entstehens des Recessus selbst und der dabei stattfindenden Aushöhlung der Wand der Pars vestibularis. Der vordere Teil des Tegmen tympani ist sehr veränderlich und fehlt nicht selten ganz (z. B. bei *Marsupialia* und *Chiroptera*). Zudem entsteht dieser Teil nicht als eine Leiste, sondern, wie Broman bei menschlichen Embryonen gezeigt hat, aus einem nach vorn gerichteten Knorpelfortsatze, dem Proc. perioticus superior Gradenigos (Fig. 3), welcher zusammen mit dem ihn von der Pars cochlearis trennenden Bindegewebsstreifen verknöchert: das Tegmen tympani entsteht somit beim Menschen aus der Vereinigung einer primären und einer sekundären Verknöcherung.

Durch die Muskeln der Gehörknöchelchen werden Gruben unter dem Tegmen tympani hervorgerufen: vorn eine tiefere oder untiefere Fossa muscularis major für den Tensor tympani, hinter der Fen. vestibuli medial von der Crista facialis eine kleinere Fossa musc. minor für den Stapedius.

Die Verknöcherung der Ohrkapsel nimmt, wie schon lange bekannt, von mehreren Knochenpunkten ihren Ursprung. Nach Huxley (1864) gäbe es von solchen Punkten nur drei, welche er mit dem Prooticum, Opisthoticum und Epioticum der niederen Vertebraten homologisierte. Vom Prooticum aus verknöchere nach ihm das Dach der Cochlea, der größte Teil der Wandungen der beiden vertikalen Bogengänge und des Meatus acusticus internus, das Tegmen tympani und der obere Rand der Fenestra vestibuli (also im allgemeinen die orale Hälfte; das Opisthoticum würde den an der Schädelbasis sichtbaren Teil des Petrosum bilden, und zwar den Boden der Cochleae, die Umgebung der Fen. cochleae und den halben Umkreis der Fen. vestibuli; das Epioticum endlich entwickle sich auf dem hinteren Rand des hinteren vertikalen Bogenganges. Parker ist Huxley hierin gefolgt, aber andre Forscher (Vrolik, 1872, Sutton, 1883 und namentlich Ficalbi, 1886/87) haben gezeigt, daß ursprünglich eine noch größere Zahl von Knochenpunkten zu unterscheiden ist und die Ontogenie somit keine Beweise liefert für die Huxleysche Hypothese bezüglich der Homologie des Petrosum mit den drei Otica. Anzahl und Lage der Knochenpunkte werden bei verschiedenen Säugetieren verschieden angegeben. Für die spätere Beschaffenheit ist die Sache aber nicht von Interesse, weil schon sehr frühzeitig eine vollständige Verschmelzung der Knochenpunkte stattfindet.

Die Ohrkapsel ist zum größten Teil längs ihrer Peripherie mit dem Primordialcranium vereinigt (Fig. 3) und zwar: dorsal und z. T. auch oral mit der Lamina parietalis (»supra-auditory cartilage« Parkers), caudal mit der Pars occipito-mastoidea, ventral mit der Basalplatte; der orale Rand der Pars cochlearis ist frei und begrenzt das For. spheno-parietale (Spöndli).

Das Petrosum entsteht nun in der Regel durch Verknöcherung nicht nur der Ohrkapsel, sondern auch eines Teils des anstoßenden Knorpels. Durch die Verknöcherung des an die Pars vestibularis grenzenden Teils der Pars occipito-mastoidea entsteht im allgemeinen derjenige Teil des Petrosum, welcher als Pars mastoidea (oder kurz Mastoid) bezeichnet wird. Mit dem Namen Pars petrosa wird dann gewöhnlich die verknöcherte Pars cochlearis gemeint. Während die Pars vestibularis selbst meistens vom Squamosum überlagert wird, bleibt die Pars mastoidea in der Regel frei und bildet einen Teil der Schädeloberfläche zwischen Squamosum und Exoccipitale.

Praktisch ist eine so scharfe Trennung zwischen der Verknöcherung

der Ohrkapsel und derjenigen der Umgebung meistens nicht durchzuführen und wird auch die Pars vestibularis selbst, insofern sie an der Oberfläche des Schädels sichtbar ist, gewöhnlich als zum »Mastoid« gehörig betrachtet. Oftmals scheint selbst das Mastoid ausschließlich aus diesem Teile zu bestehen.

Nicht selten wächst zur Anheftung der Muskeln, die vom Mastoid entspringen können (Digastricus, Halsmuskeln), ein nach unten gerichteter Muskelfortsatz, der Proc. mastoideus[1], aus. Bei vielen Säugetieren aber wird dessen Stelle eingenommen von dem vom Exoccipitale gebildeten Proc. paroccipitalis (s. jugularis, s. paramastoideus). Dies hat zu Verwirrung Anlaß gegeben, indem ältere Autoren, von Cuvier ab, beide Fortsätze mit dem Namen »Proc. mastoideus« bezeichneten.

Die Pars mastoidea des Menschen entsteht nach Huxley (1864) aus der Vereinigung seiner drei »Otica«. Das eigentliche Centrum des Mastoids »the specially ‚mastoid' part of the pars mastoidea«, welches auch den Proc. mastoideus bildet, ist aber das Epioticum. Dieser Knochenpunkt war schon viel früher unterschieden worden und als Mastoid »Os mastoideum« Hallmanns erkannt. So schreibt z. B. Cuvier (1835/46, T. II, S. 695): »La partie mastoïdienne du temporal recouvre le rocher en arrière de l'écailleuse et du tympanique dans les mammifères, et elle s'y soude de si bonne heure qu'on ne la trouve séparée que dans les très jeunes foetus.« Namentlich von älteren Autoren (Meckel, Köstlin, Hallmann, Stannius) wurde das Mastoid als ein besonderer, allerdings frühzeitig mit dem Petrosum verwachsender Knochen betrachtet und »*Delphinorhynchus micropterus*« (*Mesoplodon bidens* Sow.) dann gewöhnlich genannt als der einzige Fall, wo das Mastoid vom Felsenbein getrennt bleibt. Daß der in diesem Beispiel gemeinte Knochen aber kein Mastoid ist, wird im systematischen Teil klargelegt werden.

Nachdem gezeigt worden ist, daß eine große Zahl von Knochenpunkten sich an der Bildung des Petrosum beteiligen, ist dem Epioticum selbstredend nicht mehr dieselbe Bedeutung zuzuschreiben, wie es die älteren Autoren taten, wahrscheinlich weil dieser Knochenpunkt deutlicher als die andern an der Außenfläche des Schädels sichtbar ist. Auch in dieser Hinsicht ist demnach das Mastoid nicht

[1] Dieser Fortsatz ist bei den verschiedenen Säugetieren nicht immer vollkommen homolog, weil bisweilen (z. B. beim Menschen) auch das Squamosum an seiner Bildung mithilft.

scharf begrenzt. Namentlich Ficalbi (1886/87) hat dies betont; er gelangt zum Schluß, daß die Namen »Pars petrosa« und »Pars mastoidea« ausschließlich deskriptiven Wert haben. Eine genaue Umschreibung dieser Teile ist aber schwer zu geben. Als Pars petrosa betrachtet Ficalbi jenen Teil des Perioticum, welcher aus Verknöcherung der Pars cochlearis der Ohrkapsel seinen Ursprung nimmt; als Pars mastoidea: »la parte posteroesterna del periotico, la quale è incastrata tra la regione esoccipitale, sopraoccipitale, parietale e squamosa del cranio, e viene a far parte per un certo tratto delle pareti craniche laterali esterne: circa al suo sviluppo, questa pars mastoidea è rappresentata da tutta quella sostanza ossea che nell' accrescimento deformativo della capsula si produce al di dietro della porzione dei canali« l. c., S. 111. Bei dieser Definition wird vorausgesetzt, daß die eigentliche Labyrinthwand selbst nicht teil nimmt an dem zwischen Squamosum, Occipitale und Parietale äußerlich sichtbaren Teile des Perioticum. Weil dies aber nicht immer zutrifft, werde ich mit dem Namen »Mastoid« oder »Pars mastoidea« im allgemeinen jenen Teil des Perioticum bezeichnen, welcher entsteht durch Verknöcherung der Pars vestibularis (nebst ihrer späteren Ausbreitung) und zugleich äußerlich sichtbar ist. Doch kann auch an dieser Definition nicht immer konsequent festgehalten werden, weil man sonst in jenen Fällen, wo durch Vereinigung des Squamosum mit dem Exoccipitale das Petrosum ganz überdeckt wird, wie bei vielen *Ungulaten* und *Cetaceen*, nach Hallmanns Vorgehen, nicht von einem Mastoid reden könnte: dies ist aber nicht gebräuchlich und auch deshalb kaum durchzuführen, weil in jenen Fällen bei jungen Schädeln das Mastoid oft noch äußerlich sichtbar ist.

Die falschen Auffassungen der älteren Autoren treten namentlich bei Owen oft deutlich hervor, indem er den Proc. posttympanicus des Squamosum, wenn dieser Fortsatz stark ausgebildet ist (wie bei vielen *Ungulaten*), als Mastoid beschreibt. Er meinte also, daß das Mastoid vom Petrosum ganz frei und mit dem Squamosum verwachsen sein kann. Bei dem Lesen der Beschreibungen Owens und andrer Autoren, die ihm hierin nachfolgten, muß hierauf besonders acht gegeben werden.

Nach der obenstehenden Definition gehört zum Mastoid auch das sogenannte Pteroticum[1], eine Ausbreitung des Petrosum über die Lamina parietalis des Primordialcranium. In der Tat geht das

[1] Dieser Name soll nach Huxley (1864, S. 188) und Mivart (1867, S. 286) von Parker aufgestellt worden sein. Dieser selbst wendet aber meistens den Namen »prootic plate« oder »prootic wing« an (s. Dobson, 1882/90, S. 160).

Pteroticum caudal allmählich in die Pars mastoidea s. str. über und ist zwischen ihnen keine scharfe Trennung möglich (daher der Name »Ala pterotica mastoidei« Van Bemmelens). In der Regel wird das Pteroticum nur erwähnt für *Monotremen* und einige *Insectivoren* (*Talpidae*, *Soricidae*), aber auch bei *Rodentia* ist es zweifellos vorhanden (s. den Systematischen Teil). Namentlich bei den *Monotremen* hat es ziemlich große Verwirrung veranlaßt (vgl. die ausführliche Literaturübersicht bei v. Bemmelen 1901, S. 784 ff.). Bei den *Insectivoren* hat das Pteroticum nach Parker (1886[1]) einen selbständigen Knochenkern. Bei einem erwachsenen Schädel von *Talpa europaea* finde ich es durch eine Naht vom Petrosum getrennt; dies ist nicht nur ein Beweis für Parkers Beobachtung, aber gibt auch Grund zu der Vermutung, daß das Knochencentrum des Pteroticum größere Selbständigkeit besitzt, als die drei otica Huxleys, welche im erwachsenen Schädel nie getrennt sind. Es ist daher nicht sehr wahrscheinlich, daß das Pteroticum dem Prooticum gleichzusetzen sei, was Parker meint, »notwithstanding«, wie er selbst sagt (S. 181), »its growth along the crest of the capsule, and the fact, that it does not help to enclose the labyrinth«.

Während das Petrosum ein notwendiger Bestandteil der medialen Wand der Paukenhöhle ist, bildet es nur ausnahmsweise auch einen Teil ihrer ventralen Wand, also der Bulla ossea. Dies findet statt durch eine gewöhnlich plattenförmige Ausbreitung der Pars petrosa. Man trifft es bei *Echidna* in seinem Anfange an, und mehr ausgebildet bei *Marsupialia*, *Insectivora*, *Prosimiae* und *Simiae*. Wo ein Sinus epitympanicus vorhanden ist, wird auch dieser in der Regel ganz oder teilweise vom Periotieum umgeben. Eine ausführlichere Darstellung dieser Befunde folgt aber im Systematischen Teile.

2. Das Squamosum.

Das Squamosum ist bei den Säugetieren ein Deckknochen in der Seitenwand des Schädels. Es ist zusammengesetzt aus dem Schuppenteil und dem Proc. zygomaticus (jugalis) (Fig. 4).

Als die ursprüngliche Form des Sqamosum muß man sich eine etwa vertikale Lamelle denken mit einer konvexen Außen- und einer konkaven Innenfläche und mit einem vorwärts gerichteten Fortsatze seines oralen Randes, welcher mit dem Jugale in Verbindung tritt. Das Sqamosum von *Echidna* unterscheidet sich von dieser Grundform nur dadurch, daß der untere Teil sich nach innen umbiegt und die Platte demnach zusammengesetzt ist aus einer größeren

vertikalen Lamelle (Pars verticalis v. Bemmelens) und einer kleineren, etwa horizontalen Lamelle (Pars glenoidea v. Bemmelens, Pars horizontalis), welche mit einem abgerundeten horizontalen Rande ineinander übergehen. Nach hinten verschmälert sich die Pars horizontalis allmählich und endet hier etwas weiter nach vorn als die Pars verticalis, welche dadurch hinter ihr einen kurzen freien Unterrand aufweist. Mit der Pars horizontalis artikuliert der Unterkiefer und dies gibt Anleitung zur Vermutung, daß dem Entstehen dieses Unterkiefergelenkes eine hervorragende Rolle beim Zustandekommen der Trennung in Pars horizontalis und verticalis zugeschrieben werden müsse. Die untere Seite der horizontalen Lamelle ist ein wenig ausgehöhlt und dadurch in eine laterale und eine nicht genau horizontale, sondern etwas nach innen hinablaufende, mediale Fläche geteilt. Mutmaßlich bildet nur die laterale Fläche die Fossa glenoidea und ist der mediale Teil schon als eine Pars entoglenoidea abzutrennen.

Der Proc. zygomaticus von *Echidna* ist vom lateralen Rande der Fossa glenoidea aus nach vorn gerichtet. Bei Vergleichung mit andern Säugern fällt es deshalb nicht nur auf, daß der Proc. jugalis, wie auch v. Bemmelen hervorhebt, nicht seitwärts vom Schuppenteil nach außen hervorragt, sondern auch, daß die Gelenkfläche des Unterkiefers nicht von ihm gebildet wird. Der Zustand der höheren Säugetiere kann aus demjenigen von *Echidna* entstanden gedacht werden durch Verbreiterung der Pars horizontalis, wodurch sie nach außen von der vertikalen Lamelle vorragt und einen lateralwärts gerichteten Fortsatz derselben darstellt. Die untere Fläche dieses Fortsatzes wird von der Fossa glenoidea gebildet, während in seine obere Fläche ein Teil der Pars verticalis aufgegangen ist. Der Proc. zygomaticus behält dabei seine ursprüngliche Lage in der Verlängerung des lateralen Randes der Fossa glenoidea und entspringt daher von der Spitze des Seitenfortsatzes. Der Proc. zygomaticus der höheren Säugetiere besteht deshalb aus diesem Seitenfortsatze zusammen mit dem ursprünglichen Proc. zygomaticus.

Wie oben beschrieben dehnt sich bei *Echidna* die Pars verticalis etwas weiter nach hinten aus als die Pars horizontalis. Dieser hintere Teil des Squamosum entspricht demjenigen Teil der Schuppe der höheren Säuger, welcher sich hinter der Wurzel des Proc. zygomaticus befindet. Die Übereinstimmung geht auch hervor aus der Tatsache, daß in beiden Fällen der genannte Teil des Squamosum zur Begrenzung der Paukenhöhle beiträgt. Dieser Teil der Schuppe

erfährt bei den meisten Säugern im Laufe der Entwicklung eine Knickung längs einer horizontalen Achse, welche auch hier eine Trennung in zwei Teile hervorruft, von welchen der obere seine vertikale Lage behält, während der untere geneigt oder horizontal zu liegen kommt. Der die beiden Abteilungen an der Außenfläche des Squamosum trennende Rand, die Linea temporalis der menschlichen Anatomie, läuft in der Verlängerung der Wurzel des Proc. jugalis nach hinten. Die untere Abteilung wird von v. Spee als Ohrteil der Schuppe bezeichnet, weil es hauptsächlich dieser Teil des Squamosum ist, welcher die laterale Wand der Pars vestibularis der Ohrkapsel zum Teil überdeckt. Die Knickung des hinteren Teiles des Squamosum ist denn auch die Folge der geneigten Lage der Ohrkapsel (und daher eine indirekte Folge der Vergrößerung der großen Hirnhemisphären), weil hierdurch auch der Ohrteil der Schuppe jene Lage annehmen mußte. Die mediale, dem Petrosum anliegende Oberfläche des Ohrteils wird von v. Spee als Facies epitympanica unterschieden, die laterale Oberfläche wird Gehörgangsfeld (Superficies meatus) genannt, weil der äußere Gehörgang längs ihr läuft. Oftmals selbst nimmt das Gehörgangsfeld an der Begrenzung des Lumens des Gehörganges unmittelbar teil und stellt dann dessen Dach dar (s. unter »Tympanicum«).

Die Superficies meatus kann eine genau horizontale Lage einnehmen; meistens aber ist sie mehr oder weniger geneigt und in einigen Fällen so wenig von der vertikalen Lage verschieden, daß sie nicht oder kaum vom oberen, vertikalen Teile des Squamosum getrennt ist; dies z. B. bei den *Chiroptera*, *Choloepus* u. a.

Dort wo die Superficies meatus eine horizontale Lage hat, kann sie in demselben Niveau liegen wie die Fossa glenoidea. Von dieser ist sie dann gewöhnlich getrennt durch den Proc. postglenoideus (Conus articularis, s. Tuberculum articulare posticum der menschlichen Anatomie), einen nach unten gerichteten Fortsatz oder eine Querleiste, welche oft die hintere Wand der Fossa glenoidea bildet (Fig. 4). Wenn bei horizontaler Lage der Superficies meatus der Proc. postglenoideus fehlt, so kann sie sich ohne Grenze in die Fossa glenoidea fortsetzen (*Priodontes*; bei *Centetes* sind beide nur durch eine kaum merkbare Leiste getrennt).

Der hinter dem Proc. jugalis liegende Teil des Squamosum ist oft reduziert, entweder (*Rodentia*) in dorso-ventraler, oder (einige *Insectivoren*; *Cetaceen*) in oral-aboraler Richtung. Bei den *Rodentia* stellt er dann meistens einen schmalen Fortsatz, den Proc. supra-

mastoideus, vom übrigen Teile des Squamosum dar. In Gegensatz hiermit sind die Fälle, wo der hintere Rand des Squamosum sich mit dem Exoccipitale vereinigt und dadurch das Mastoid ganz von der Oberfläche des Schädels ausgeschlossen wird (viele *Ungulaten*; auch bei *Cetaceen*, aber hier vielmehr durch die starke Entwicklung des Exoccipitale).

In bei weitem den häufigsten Fällen ist der Ohrteil die einzige Partie des Squamosum, welche an der Begrenzung der Paukenhöhle mithilft. Während nämlich ein Teil seiner medialen Oberfläche unmittelbar ans Petrosum stößt, wird deren untere Partie (Spees Planum epitympanicum teilweise vom Petrosum getrennt durch den Recessus epitympanicus, dessen laterale Wand sie bildet. Der ventrale Rand des Planum epitympanicum (Margo tympanicus), zugleich ein Teil des ventralen Randes des Squamosum, kann sich bis zum oberen Rande der Pars tensa des Paukenfells ausdehnen. Er bildet dann zusammen mit dem Annulus tympanicus, welcher mit den Spitzen seiner beiden Schenkel an das vordere und hintere Ende des Margo tympanicus aufgehängt ist, die Umrandung des Paukenfells.

In diesem Falle wird demnach die mediale Wand des Rec. epitympanicus vom Petrosum, die laterale vom Squamosum gebildet, sein Dach in der Hauptsache vom Tegmen tympani. Am häufigsten aber ist die laterale Knochenwand nicht vollständig, indem der Margo tympanicus eine Einbuchtung aufweist, die Incisura tympanica (Rivini), welche dann durch die Membrana flaccida (Shrapnelli geschlossen wird. Diese Membran wird gewöhnlich als ein Teil (Pars flaccida) des Trommelfells beschrieben[1]; ihre Struktur ist aber eine ganz andre (ihr fehlt die Membrana propria) und auch ihre Entwicklung ist unabhängig von derjenigen des eigentlichen Paukenfells (s. S. 334).

In seltenen Fällen, und zwar namentlich bei Reduktion seines hinteren Teils, ist das Squamosum von der Begrenzung des Rec. epitympanicus und zugleich der ganzen Paukenhöhle ausgeschlossen; dies scheint aber nur der Fall zu sein bei *Ornithorhynchus*, den *Rodentia*, *Manatus* und vielleicht bei einem Teil der *Cetaceen* (siehe den Systematischen Teil). Die laterale Wand des Recessus ist dann ganz häutig oder das Squamosum wird vom Tympanicum vertreten

[1] Nach Analogie hiervon hat man selbst den Teil des Squamosum, welcher den Rec. epitympanicus begrenzt, als Pars ossea des Paukenfells unterschieden.

(*Rodentia*) oder vom nach unten umgebogenen Rande des Tegmen tympani (*Manatus*); auch in diesen Fällen kann von einer »Incisura tympanica« geredet werden. Bei *Ornithorhynchus* fehlt, wie schon oben bemerkt ist, der Rec. epitympanicus ganz.

Bisweilen endet der untere Rand des Squamosum hinten mit dem Margo tympanicus, das Squamosum selbst daher mit der Superficies meatus. Meistens aber setzt der Rand sich nach hinten fort längs der Crista facialis, um sich mit dieser nach unten umzubiegen. In dieser Weise entsteht ein nach unten gerichteter Fortsatz des Squamosum, der Proc. posttympanicus (postauditorius) (Fig. 4), welcher sich mit der Entstehung der Superficies meatus nach außen verbreitert und deren hintere Wand bildet, so wie der Proc. postglenoideus oder der Proc. zygomaticus dieselbe gewöhnlich vorn abschließen. Wenn dies der Fall ist, wird also der äußere Gehörgang nicht nur oben (von der Superficies meatus), sondern auch vorn und hinten vom Squamosum umgeben. Bei einigen *Ungulaten* geht dieser Prozeß noch weiter, indem der Proc. posttympanicus sich unter dem äußeren Gehörgange dem hinteren Rande der Fossa glenoidea oder dem Proc. postglenoideus anlegt; so entsteht ein vom Squamosum gebildeter falscher Gehörgang (Meatus acust. ext. spurius).

In dieser Gegend des Schädels muß man also drei nach unten gerichtete Fortsätze unterscheiden und zwar (von vorn nach hinten):

1) Proc. posttympanicus (zum Squamosum gehörend);
2) Proc. mastoideus (zum Perioticum gehörend);
3) Proc. paroccipitalis (zum Exoccipitale gehörend).

Sie dienen alle zur Anheftung von Muskeln (Halsmuskeln, Musc. digastricus) und können sich hierin gegenseitig vertreten. Die Spitze des Proc. posttympanicus ragt nur selten frei hervor: in den meisten Fällen legt er sich dem Mastoid oder der Wurzel des Proc. mastoideus oder, das Mastoid überdeckend, der Wurzel des Proc. paroccipitalis an. So ist z. B. der sogenannte »Proc. mastoideus« des Menschen eigentlich eine Kombination von Proc. mastoideus und posttympanicus.

Auch die orale Fortsetzung des Margo tympanicus biegt sich gewöhnlich ventralwärts um und legt sich als Margo fissurae (Spee) dem Außenrande des Tegmen tympani und weiter vorn als Margo sphenoideus dem Alisphenoid an. Dieser Rand stimmt mit dem inneren Rande der Pars horizontalis bei *Echidna* überein; bei den höheren Säugetieren findet man ihn denn auch medial von der Wurzel des Proc. zygomaticus und gewöhnlich von der Fossa

glenoidea getrennt durch eine mehr oder weniger schräge Lamelle des Squamosum. Diese Lamelle begrenzt also die Fossa glenoidea nach innen und kann als Pars entoglenoidea des Squamosum bezeichnet werden. Bei den *Xenarthra* z. B. ist sie bisweilen sehr deutlich, aber außerhalb der Paukenhöhle gelegen, in einigen andern Fällen nimmt sie an deren Wandungen teil. Schon bei *Echidna* ragt nämlich das Squamosum längs dem Margo fissurae unter dem Petrosum hervor als eine niedrige Knochenleiste, welche die Paukenhöhle begrenzt (v. Bemmelen), bei einem Teile der *Marsupialia* und *Insectivoren* (*Centetidae*) geschieht dasselbe in viel höherem Grade und erhebt sich die Pars entoglenoidea als eine hohe Leiste oder ein Fortsatz, welchen man] mit Mivart (1867) Proc. entoglenoideus nennen kann und von welchem ein Teil der Paukenhöhlenwand gebildet wird (siehe den Systematischen Teil).

Das Planum epitympanicum ist oft Ausgangspunkt eines Sinus epitympanicus, welcher vollständig oder teilweise vom Squamosum umgeben wird. Für dessen Beschreibung verweise ich auf den Systematischen Teil.

3. Das Tympanicum.

Das Tympanicum entsteht nach Bromans Darstellung beim Menschen als ein sekundäres Knöchelchen im Winkel zwischen Hammerhals und Meckelschen Knorpel, mit einer konkaven Fläche dem letzteren zugewendet. Später wächst es vom medialen Rande aus längs dem Umkreis des Paukenfells ventralwärts, bis es einen halben Ring, den Annulus tympanicus, gebildet hat. Gegenüber dieser Darstellung, aber in Übereinstimmung mit den älteren Angaben von Rambaud und Renault läßt Hammar den Annulus aus mehreren Knochenpunkten hervorgehen; er kennt aber dieser Tatsache, gewiß mit Recht, keine phylogenetische Bedeutung zu.

Bei allen Säugetieren findet man embryonal jenen halbring- oder hufeisenförmigen »Annulus« zurück. Nur können sich die Spitzen der beiden Schenkel einander mehr oder weniger nähern und manchmal ist der Ring beinahe, bei *Soricidae*, *Chiroptera* und vielleicht einigen andern bisweilen selbst ganz geschlossen; allein nimmer sind die beiden Enden miteinander verwachsen.

Auch entsteht der Annulus stets als Deckknochen. Zwar scheint dieser Satz durch Beobachtungen von Parker (1886) (um von einigen älteren Angaben von Burdach und Günther nicht zu reden) über eine knorplige Anlage bei einigen *Edentaten* (*Tatusia*) und *Insectivoren*

(*Erinaceus*) widerlegt zu werden; ich glaube aber mit Gaupp (1894), daß diesen Angaben nicht zu vertrauen ist und nicht genügen, um die schon von Kölliker (1849) herstammende und nachher mehrmals bestätigte Auffassung von der Deckknochennatur des Tympanicum zu erschüttern: »Daß Parker gelegentlich (z. B. 1886[a] p. 30) von einem ‚tract of softish cartilage' spricht«, so schreibt Gaupp (l. c. S. 91), »der bei Tatusia die Grundlage des Annulus tympanicus abgeben soll, wird den nicht weiter besonders stutzig machen, der die Parker'schen Arbeiten und die Scrupellosigkeit, mit der in ihnen oft gerade der Punkt der geweblichen Vorbildung eines Knochens behandelt ist, genauer kennt.« Was *Tatusia* betrifft, besteht außerdem die Möglichkeit, daß Parker durch das Vorhandensein von Knorpel in der Bulla (welche hier, wie im Systematischen Teile gezeigt werden wird, mit dem Tympanicum nichts zu schaffen hat) irregeführt wurde. In einer Schnittserie eines Embryos von *Erinaceus europaeus* von ± 21 mm Kopflänge finde ich keine Spur von Knorpel im bereits knöchernen Annulus (Parker erwähnt eine knorplige, schon teilweise verknöcherte Anlage des Annulus bei einem Embryo von $^3/_4$ inch Kopf- und $2^1/_4$ inch Körperlänge); außerdem ist beim selben Embryo weder in der Wand des äußeren Gehörganges noch in der der Tuba Knorpel vorhanden, wenngleich hier nach Parker schon vor der Verknöcherung des Annulus (nämlich bei seinem Embryo von $1^1/_4$ inch Länge) Knorpel auftreten sollte.

Gadow (1889) zitiert als Beweis für das Vorhandensein von Knorpel in der Anlage des Tympanicum unter anderm auch eine Bemerkung Flowers (1885, S. 133), daß der innere Teil der Bulla bei vielen Säugetieren in einer Knorpellamelle entstehe; daß dies aber ein ganz andrer Vorgang ist, wird später dargelegt werden. Dies trifft auch für die älteren Angaben von Knorpel in der Bulla des Schweines (Hallmann, 1837) und des Schafes (Ratiike, 1832) zu (falls dieselben richtig sind).

In der neueren Literatur bin ich nur einer Angabe von Knorpel im Annulus begegnet. Sie stammt her von Eschweiler (1899[a]) und betrifft eine erwachsene *Echidna hystrix*: »In der Abtheilung des Tubenknorpels, welche am meisten paukenwärts liegt, tritt eine längliche Ossifikation auf. Dieser Knochenkern bildet die Grundlage für den hinteren Rand des Trommelfellfalzes« (l. c., S. 577.) Für diese Angabe scheint mir aber noch eine Bestätigung sehr wünschenswert; jedenfalls genügt sie, weil sie das erwachsene Tier betrifft und überdies der Knorpel nur längs einem kleinen Teile des Annulus vor-

kommen soll, nicht um eine knorpelige Anlage des Annulus zu erweisen.

Das Ende des vorderen Schenkels des Annulus, welches am ersten gebildet wird als Deckknochen lateral dem MECKELschen Knorpel anliegend, ist später als eine breitere Partie zu unterscheiden (BROMAN) (Fig. 5). Wenn das Tympanicum bis zum erwachsenen Zustande als schmaler, hufeisenförmiger Annulus bestehen bleibt, ist dieser breitere Teil auch dann oft noch deutlich. Er besitzt eine dem MECKELschen Knorpel zugewandte Grube, den Sulcus malleolaris, dessen dorsaler oberer Rand von der Crista spinarum und dessen unterer Rand von der Crista tympanica der menschlichen Anatomie gebildet wird. Die äußere Spitze des vorderen Schenkels des Annulus gehört zur Crista spinarum und legt sich gewöhnlich dem unteren Rande des Squamosum, unmittelbar vor dem Margo tympanicus, an, öfters mit demselben verwachsend. An der Stelle der Crista tympanica findet man bei einigen Säugetieren (*Carnivoren*, *Ungulaten*, *Cetaceen*) später einen knopfförmigen Fortsatz, welcher wenigstens in einigen Fällen zur Anheftung der Tuba Eustachii dient; bei den *Cetacea* und *Sirenia* ist das Tympanicum an dieser Stelle mit dem Tegmen tympani verwachsen, anstatt der hier fehlenden Verbindung zwischen Crista spinarum und Squamosum.

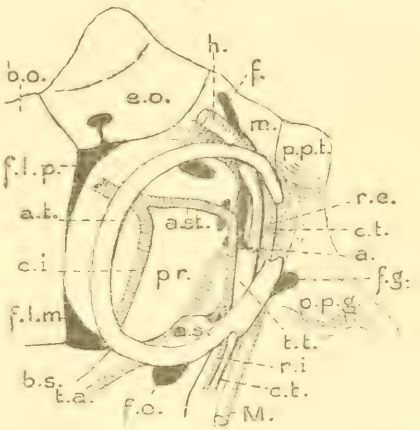
Ebenso wie die Spitze des vorderen Schenkels des Annulus meistens oral vom Margo tympanicus, so liegt diejenige des hinteren Schenkels gewöhnlich hinter diesem Margo dem unteren Rande des Squamosum an. Zusammen mit dem Margo tympanicus faßt der Annulus folglich das Paukenfell ein, dessen Pars tensa in einer der konkaven Fläche des Annulus entlang verlaufenden Grube, dem Sulcus tympanicus, befestigt ist.

Solange die Paukenhöhle noch keine ventrale Wand aufweist, liegt der Innenrand des Annulus dem Schädel dicht an, durch Bindegewebe mit ihm verbunden, und zwar gewöhnlich in der Weise, daß der vordere Schenkel vom Margo tympanicus ab sich dem Margo fissurae des Squamosum, das (ventrale) Mittelstück der Pars petrosa und der hintere Schenkel der Pars mastoidea bzw. dem Proc. posttympanicus entlang legt; die Spitze des hinteren Schenkels schließt dann, wie oben beschrieben, den Margo tympanicus nach hinten ab. Wo das Paukenfell nicht bloß das Petrosum verdeckt, sondern sich auch weiter vorwärts ausdehnt, liegt ein Teil des Annulus zwischen Petrosum und Margo fissurae längs dem Alisphenoid (Fig. 5).

Der Annulus tympanicus unterliegt natürlich während der Entwick-

lung denselben Lageänderungen wie das Paukenfell. Als seine ursprüngliche Lage muß man denn auch eine fast horizontale voraussetzen. Auch muß man mit großer Wahrscheinlichkeit die Annulusform als die ursprüngliche Form des Säugetiertympanicum betrachten, weil dasselbe nicht nur, wie schon vorhin gesagt, bei allen Säugetieren in jener Form angelegt wird, sondern auch eine wenig oder nicht umgebildete Annulusform am meisten bei niederen Säugetieren während des ganzen Lebens bestehen bleibt. Dasselbe ist nämlich unter den recenten Mammalia der Fall bei den *Monotremata*; *Didelphyidae*; allen *Insectivora* außer einem Teile der *Talpidae*, den *Chrysochloridae* und den *Macroscelididae*; den meisten *Chiroptera*; allen *Xenarthra* außer *Bradypus*, einigen *Dasypodidae* und allen *Myrmecophagidae*; *Orycteropus*; *Sirenia*; *Lemuridae* und *Chiromyidae*. Meistens ändert sich aber während der Entwicklung außer der Lage auch die Form des Tympanicum, und zwar verbreitert es sich sowohl medial-, als auch lateralwärts und trägt dadurch zur Begrenzung der Paukenhöhle und des äußeren Gehörganges bei.

Fig. 5.



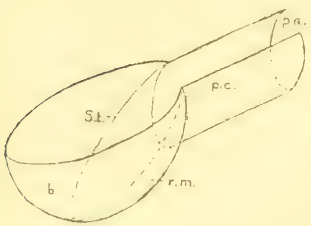
Die Paukenhöhle und einige ihrer Bestandteile, halb schematisch. *a.* Apert. tymp. can. facialis; *a.s.* Alisphenoid; *a.st.* Art. stapedia; *a.t.* Annulus tympanicus; *b.o.* Basi-occipital; *b.s.* Basisphenoid; *c.i.* Carotis int.; *c.t.* Chorda tympani; *e.o.* Exoccipitale; *f.* N. facialis; *f.g.* For. postglenoideum; *f.l.m.* For. lacerum ant.; *f.l.p.* For. lacerum post.; *f.o.* For. ovale; *h.* Hyoidbogen; *M.* Meckelsche Knorpel; *m.* Mastoid; *p.p.g.* Proc. postglenoideus; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pr.* Promontorium; *r.e.* Rec. epitympanicus; *r.i.* Ramus inf. art. stapedius; *t.a.* Tuba auditiva; *t.t.* Tegmen tympani.

Durch die medialwärts gerichtete Verbreiterung des Tympanicum verknöchert die ventrale Paukenhöhlenwand. Diese ist durch die laterale Verschiebung des ventralen Randes des Annulus entstanden und natürlich im allgemeinen längs dem Mittelstück des Annulus am breitesten, schmäler längs den beiden Schenkeln. Im einfachsten Falle hat daher die Abteilung des Tympanicum, welche diese Wand bildet, etwa die Form der Oberfläche eines Kugelsectors (Fig. 6), gewöhnlich aber ist sie stark ventralwärts aufgebläht (*Rodentia*, *Ungulata* usw.) und stellt an der Schädelbasis eine knöcherne Blase dar, welche den

Sinus hypotympanicus enthält. Weiterhin komme ich auf die Eigenschaften dieser Blase zurück.

Inzwischen bildet das Tympanicum nach außen den knöchernen äußeren Gehörgang (Meatus acust. ext. osseus) durch Verknöcherung der Wand des membranösen Gehörganges. Beim Menschen ist diese Verbreiterung des Annulus nach den Untersuchungen ZUCKERKANDL's (1873) meistens keine gleichmäßige, sondern sie fängt an zwei Stellen an, wodurch ein Tuberculum tympanicum anticum und posticum, als Auswuchs des vorderen bzw. des hinteren Schenkels entstehen. Die beiden Tuberkel wachsen in der Lamina tympanica fibrosa einander entgegen und verschmelzen schließlich; es bleibt dann zwischen ihnen und dem ventralen Rande des Annulus eine Öffnung übrig, welche erst nachher verknöchert. Auch sonst ist bei mehreren Säugetieren eine solche Öffnung oder auch eine Spalte in der unteren Gehörgangswand bekannt (einige *Rodentia*, *Herpestinae*, *Erinaceus*) und wenigstens bisweilen (s. die *Rodentia* im Systematischen Teil) ist ihre Bildungsweise dieselbe wie beim Menschen. Diese Tatsachen deuten darauf hin, daß der Entstehung des Gehörganges aus zwei gesonderten Teilen eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Es fehlt aber bis jetzt an speziellen Untersuchungen über die erste Anlage des knöchernen Gehörganges bei den Säugetieren.

Fig. 6.



Schema des Tympanicum. *b.* durch das Tympanicum gebildete Bulla; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.c.* zylindrischer Teil des äußeren Gehörganges; *r.m.* Rec. meatus acust. ext.; *S.t.* Sulcus tympanicus.

Anfänglich verknöchert nur die Wand des Rec. meatus, also etwa diejenige Abteilung der Gehörgangswand, welche aus dem tympanalen Teile von HAMMARS Lamina epithelialis ihren Ursprung nimmt. In Übereinstimmung mit der Form des Recessus ist das Lumen des äußeren Gehörganges jetzt nur erst ein in medio-lateraler Richtung zusammengedrückter Raum, dessen mediale (obere) Wand vom Paukenfell und dessen laterale (untere) Wand vom Tympanicum gebildet wird; nur wird die letztere im oberen Teile durch die äußere Gehöröffnung (Porus acusticus externus) durchbrochen (Fig. 6 und 7). Diese Öffnung ist deshalb kleiner als das Paukenfell, liegt gegenüber dessen oberem Teile und wird oben von dem Margo tympanicus des Squamosum umrandet.

Die Wand des Recessus meatus ist eine unmittelbare Fortsetzung

der vom Tympanicum gebildeten Paukenhöhlenwand. Auswendig geht sie meistens ohne Grenze in dieselbe über. Zusammen bilden diese beiden Teile an beiden Seiten der Schädelbasis eine mehr oder weniger aufgeblähte Blase, die Bulla ossea s. tympanica (welche jedoch auch aus andern Teilen bestehen kann; s. S. 367 ff.).

Bisweilen geht die Verknöcherung des Gehörganges nicht weiter als die Wand des Recessus (z. B. bei vielen *Insectivora*, den *Myrmecophagidae*, *Bradypus*, *Manis*, *Chiroptera* usw.) und selbst diese verknöchert dann oft nur teilweise. Häufig jedoch setzt sich die Verknöcherung weiter nach außen fort und bildet eine rinnenförmige Verlängerung der Bulla. Dieses Stück werde ich als zylindrischen Teil des knöchernen Gehörganges vom Recessus unterscheiden, weil es im Gegensatz zum letzteren über seine ganze Länge etwa denselben Durchmesser besitzt: es verlegt demnach die Gehöröffnung nach außen, ändert aber nichts an der Größe derselben (Fig. 6 und 7).

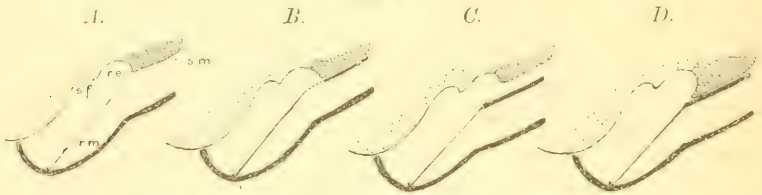
Auch dieser zylindrische Teil entsteht ausschließlich durch Verknöcherung der Lamina tympanica fibrosa, natürlich aber an erster Stelle durch Verknöcherung des Teiles derselben, welcher aus dem nichttympanalen Teile der Lamina epithelialis hervorgeht. Dieser Teil ist jedoch embryonal (wenigstens beim Menschen) äußerst kurz, während der knöcherne Gehörgang sehr lang werden kann: jener muß also später sich verlängern und dadurch den knorpligen (aus dem primären Gehörgange entstandenen) Gehörgang weiter von der Paukenhöhle entfernen. Beim Menschen ist das letztere von Schwalbe (1898) in der Tat festgestellt worden. Er schreibt es aber einer medialwärts gerichteten Verschiebung des Paukenfells zu; ich glaube jedoch, daß die Ursache eher in der gleichzeitig stattfindenden Verbreiterung der Superficies meatus zu suchen ist, welche die Verschiebung des knorpligen Gehörganges nach außen zur Folge hat.

Der zylindrische Teil des knöchernen Gehörganges legt sich der Superficies meatus an und ist demgemäß horizontal oder mehr oder weniger nach oben gerichtet. Aus der Tatsache, daß die Superficies meatus sich ursprünglich an der lateralen Schädelbegrenzung beteiligte, folgt, daß man eigentlich die obere Wand des Gehörganges als seine mediale, die untere als seine laterale Wand betrachten muß. Anfänglich liegen diese beiden Wände wirklich ungefähr in der Verlängerung des Trommelfells bzw. der lateralen Wand des Recessus: erst durch die Drehung des Paukenfells einerseits, die Knickung des Squamosum anderseits, wird der Winkel zwischen den beiden Teilen allmählich kleiner.

Da der Gehörgang aus einer Verbreiterung des Annulus tympanicus hervorgeht, ist er gewöhnlich rinnenförmig, nach oben von der Superficies meatus geschlossen (Fig. 7 *A*). Oft jedoch schließt sich die Rinne, da das Tympanicum den Gehörgang rundherum umfaßt (*Macropus*, *Phascolomys*, *Equus*, *Bovidae*, *Lepus* usw.). In diesem Falle sind die folgenden Modifikationen zu unterscheiden.

1) Die obere Wand des Gehörganges schließt unmittelbar an die Pars tensa des Paukenfells an (Fig. 7 *C*, *D*). Ist eine Pars flaccida vorhanden, so wird sie in diesem Falle durch die obere Wand des Gehörganges von der Pars tensa getrennt. Dies ist namentlich bei *Macropus* und *Phascolomys* deutlich, bei welchen die obere Gehörgangswand in ihrer ganzen Länge vom Squamosum getrennt ist durch einen Zwischenraum, welcher medialwärts durch die Incisura tympanica (das Foramen supratympanicum Cope) in den Rec. epitympanicus führt (Fig. 7 *C*).

Fig. 7.



Schematische Frontalschnitte durch verschiedene Modifikationen des äußeren Gehörganges (s. Text). Das Petrosum ist getüpfelt, das Squamosum kreuzweise gestrichelt, das Tympanicum schwarz. *r.e.* Rec. epitymp.; *r.m.* Rec. meatus; *s.f.* Sulcus facialis; *s.m.* Superficies meatus.

2) Die obere Wand des Gehörganges besitzt einen der Incisura tympanica entsprechenden Einschnitt seines proximalen Endes, wodurch die Pars flaccida sich ebenso wie beim rinnenförmigen Gehörgange an der Begrenzung des Gehörganges beteiligt (*Equus*, die meisten *Ruminantia*, einige *Rodentia*) (Fig. 7 *B*).

Äußerlich ist die Grenze zwischen zylindrischem Teile des knöchernen Gehörganges und Recessus in der Regel deutlich. Nur selten, namentlich wenn der Gehörgang weit ist, ist dies nicht der Fall. Die deutliche Grenze zwischen Recessus und zylindrischem Teile im Gegensatz zum allmählichen Übergang zwischen ersterem und Paukenhöhlenwand (wenn vom Tympanicum gebildet) ist Ursache, daß man häufig mit Unrecht nur den zylindrischen Teil »äußeren Gehörgang« nennt. So konnte es auch geschehen, daß man Säugetieren, bei welchen nur die Wand des Recessus meatus verknöchert ist, manchmal irrtümlich den ganzen knöchernen Gehörgang abgesprochen hat.

Der konkaven Seite des Annulus tympanicus entlang verläuft eine Rinne, der Sulcus tympanicus. In derselben ist das Paukenfell festgeheftet. Gewöhnlich tritt sie auch im erwachsenen Zustande noch deutlich hervor und macht dann im macerierten Schädel die Grenze zwischen Paukenhöhle und Recessus meatus kenntlich. Der Rand, welcher ursprünglich den Sulcus lateralwärts einschließt, ist dann nicht mehr sichtbar, weil er in die Wand des Recessus aufgenommen ist; der mediale Rand aber ist noch als eine Leiste zu unterscheiden (s. Fig. 7). Wenngleich diese Leiste natürlich nur einem Teile des ursprünglichen Annulus entspricht, findet man sie oft unrichtig als »Annulus tympanicus« erwähnt; ich werde für sie den Namen Margo sulci (tympanici) gebrauchen.

Ebenso wie der Annulus bildet diese Leiste natürlich in der Regel keinen vollständigen Kreis: oben weist sie eine Unterbrechung auf, welche durch den Margo tympanicus des Squamosum (bzw. durch den denselben vertretenden Rand des Mastoid oder des Tympanicum) abgeschlossen wird. So schreibt schon Cuvier: »Ce cadre saillant [d. h. der Margo sulci] n'est pas entièrement complet. Il lui manque presque toujours vers le haut un segment qui fait une portion plus ou moin grande de sa circonférence, selon les espèces. Le *cochon d'Inde*, le *paca*, le *phoque* et le *fourmilier* sont les seuls dans lesquels je l'ai vu complet« (Anat. Comp. III, S. 529). Letzteres kann dadurch verursacht sein, daß der Annulus tympanicus einen vollständigen Kreis bildet (wie wahrscheinlich bei *Myrmecophaga*), aber auch dadurch, daß die Incisura tympanica klein ist oder fehlt und dadurch der Margo tympanicus wie eine Leiste hervorragt. Auch diesen vom Margo sulci zusammen mit dem Margo tympanicus gebildeten geschlossenen Kreis findet man wohl, natürlich ganz fälschlich, als »Annulus tympanicus« bezeichnet[1].

Phylogenetisch scheint der äußere Gehörgang (jedenfalls dessen

[1] Auf einen Irrtum, welchen diese ungenaue Nomenklatur veranlaßt hat, soll hier hingewiesen werden. Ich denke an Dreifuss (1893), der als Beweis für seinen Satz: »Wenn es Säugethiere giebt, bei denen ein Hammergriff sich nicht entwickelt, so muss bei diesen der Annulus tympanicus geschlossen sein und das Trommelfell keine Membrana flaccida Shrapnelli besitzen« (l. c. S. 637), die *Phocidae* nennt. Dieser Beweis ist übrigens sehr schlecht gewählt, weil den *Phocidae* überdies das Manubrium nicht fehlt und dieses denn auch in den von Dreifuss zitierten Figuren von Hyrtl und Doran deutlich abgebildet ist. Übrigens ist auch bei den *Soricidae* und *Chiroptera* mit geschlossenem Annulus das Manubrium vorhanden.

Recessus früher vom Tympanicum aus verknöchert zu sein als die Paukenhöhlenwand. Das erstere hat wenigstens schon statt bei den meisten *Marsupialia* und einer Anzahl von *Insectivora* (hier oft nur unvollständig), bei welchen eine mediale Verbreiterung des Annulus noch fast ganz fehlt.

4. Das Alisphenoid.

Nicht selten geschieht es, daß das Trommelfell nicht nur dem Petrosum gegenüberliegt, sondern sich auch weiter nach vorn ausdehnt. Dann kommt das Alisphenoid in den Bereich der Paukenhöhle und nimmt an deren oberen Wand teil (Fig. 5, S. 357). Dieser die Paukenhöhle begrenzende Teil des Alisphenoid stößt nach außen an das Squamosum, nach hinten an das Petrosum, und zwar namentlich an das Tegmen tympani, von welchem es eine orale Fortsetzung darstellt. Zusammen mit dem Tympanicum umfaßt es oftmals die Öffnung, durch welche die Tuba auditiva die Paukenhöhle verläßt.

Die Ordnungen der Säugetiere, bei welchen das Alisphenoid sich an der Paukenhöhlenwand beteiligen kann, sind: *Marsupialia*; *Insectivora*; *Galeopithecidae*; *Chiroptera*; *Xenarthra*; *Orycteropodidae*; *Carnivora*; *Prosimiae*. Im Systematischen Teil folgen ausführlichere Darstellungen; nur sei hier darauf hingewiesen, daß es im allgemeinen, die *Monotremen* ausgenommen, eine niedrigere Entwicklungsstufe anzeigt.

In höchster Vervollkommnung findet man es denn auch bei den *Marsupialiern* und *Insectivoren*. Bei diesen kann es außerdem geschehen, daß das Alisphenoid sich vermittels einer Leiste oder eines Fortsatzes, Proc. tympanicus, an der Bulla ossea beteiligt. Für die *Marsupialia* ist dies sogar besonders charakteristisch. Dieser Fortsatz liegt außen von der Tuba auditiva und natürlich in der vorderen Wand der Bulla. Auch bei den *Myrmecophagidae* faßt das Alisphenoid vielleicht eine Nebenhöhle der Paukenhöhle ein.

5. Das Entotympanicum.

»The whole of the bulla«, sagt Flower (1885, S. 133), »is generally considered as belonging to the tympanic bone, but its inner part in many Mammals is developed in a distinct cartilaginous lamella, interposed between the lower edge of the tympanic ring and the base of the skull. This may ossify from a separate nucleus, or by extension of bony deposition inwards from the true tympanic. The

development of this region of the skull in the Mammalia still offers an interesting field for investigation.«

Die in diesem Zitat genannte Knorpellamelle liegt also in demjenigen Teile der Paukenhöhlenwand, welchen ich oben als »ventrale Wand« unterschieden habe. Am längsten und genauesten kennt man diesen Knorpel bei *Felis*. Dies ist einer der Fälle, bei welchen im Knorpel ein eigner Knochenkern auftritt. Diese selbständige Verknöcherung hat meines Wissens Hagenbach (1835) zuerst angezeigt, aber erst durch Flower (1869) ist sie allgemeiner bekannt geworden. Von Mivart (1881) erhielt der Knochen den Namen Entotympanicum eigentlich »entotympanie«), Parker nannte ihn Os bullae, Wińcza (1896) führte den Namen Metatympanicum ein.

Ein Äquivalent dieses Knochenstückes von *Felis* ist unter den Säugetieren viel weiter verbreitet als man gewöhnlich glaubt. In der Literatur findet man ihn, die *Carnivoren* ausgenommen, nur selten beschrieben und in diesen Fällen hat man meistens die Übereinstimmung mit *Felis* nicht bemerkt. Die meisten diesbezüglichen, aber ebenfalls stets sehr kurzen Angaben stammen von Parker her.

Der einzige, der einer selbständigen Verknöcherung der Bulla eine mehr allgemeine Bedeutung zuschreibt, ist, so weit mir bekannt, Hollard. »Je crois qu'il serait difficile«, so schreibt er 1861, S. 364, »de ne pas compter deux pièces tympaniques, dont l'une, qui parait la première, est l'anneau ou cadre, l'autre la lame qui constitue la caisse ou du moins la complète.« Die in diesem Verbande von ihm genannten Beispiele Mensch, Nagetiere sind aber durchaus ungeeignet seine Behauptung zu begründen; er scheint dieselbe denn auch namentlich auf theoretische Betrachtungen hin (Vergleichung mit niederen Vertebraten) aufgestellt zu haben.

Die Säugetiere, bei denen ein Entotympanicum auftritt, gehören zu sehr verschiedenen Ordnungen. Es ist nämlich angegeben worden, oder wird in dieser Arbeit beschrieben werden, von:

Marsupialia: *Perameles*; *Phascolomys*; *Macropus*.
Insectivora: *Rynchocyon*; *Tupajidae*.
Chiroptera.
Manidae.
Xenarthra: *Bradypodidae*; *Dasypodidae*; *Gravigrada*.
Carnivora: *Herpestoidea*; *Pinnipedia*.
Ungulata: *Rhinoceros*; *Sus*; *Procavia*.

In seiner einfachsten Beschaffenheit, wie man ihm bei vielen *Xenarthra* und bei *Rhinoceros* begegnet, stellt das Entotympanicum eine flache Lamelle zwischen Petrosum und unterem Rand des Tympanicum dar. Sowohl vorn wie hinten läßt es zwischen sich, Petrosum und Tympanicum eine Öffnung frei: die vordere für die Tuba auditiva, die hintere für Facialis und Hyoidbogen bestimmt.

Es bildet demnach für sich allein (*Dasypodidae*) oder zusammen mit dem Tympanicum (*Bradypus*) die ventrale Paukenhöhlenwand. Wo diese bei der Entstehung des Sinus hypotympanicus anschwillt, kann hiermit auch das Entotympanicum eine blasenförmige Gestalt annehmen (*Carnivoren*). Bei den *Tupajidae* endlich verdeckt es den Annulus tympanicus und bildet an dessen Stelle einen äußeren Gehörgang.

Anderseits kann das Entotympanicum auch einer Reduktion unterliegen. Bei *Hyaena* und wahrscheinlich auch bei *Sus* und *Procavia* bildet es nur einen kleinen Teil der Bulla und in andern Fällen bleibt es ganz oder größtenteils knorpelig (*Nandinia*, *Tatusia*, *Chiroptera*).

Oft ist das knöcherne Entotympanicum beim erwachsenen Tier nicht mehr selbständig und dann meistens mit dem Tympanicum verwachsen. Dies ist zusammen mit andern Dingen Ursache, daß man es so oft übersehen hat und deutet zugleich auf die Möglichkeit, daß es bei mehreren Säugetieren vorkomme, bei welchen es bis jetzt unbekannt geblieben ist. Dies ist um so mehr zu erwarten, weil der Knochen oft (*Marsupialia*, *Sus*, *Procavia*), nur sehr kurz selbständig zu bleiben scheint.

Bei *Felis domestica* ist namentlich durch Wińczas Untersuchungen (1896) die Entwicklung des Entotympanicum genau bekannt. Es entsteht hier, wenn der Annulus tympanicus schon vorhanden ist, »erst kurz vor der Geburt nach hinten von demselben (nuchal) und ein wenig gegen die Mitte zu (medial) ein dünnes, zartes, in seinen früheren Perioden an die enge Spalte des nachträglichen Cavum tympani genähertes Häutchen, oder eigentlich ein Blättchen von Hyalinknorpel. Diese junge Knorpelbildung ist von allem Anfang an vollkommen selbständig und verbindet sich nirgends mit dem ursprünglichen Schädel (Primordialcranium)«.

Im Hinblick auf die beschriebene Anlage hinter dem Tympanicum hat Wińcza den Namen »Metatympanicum« vorgeschlagen. Diese Lage ist aber vermutlich nur eine Eigentümlichkeit der

Carnivoren, weil hier der Knochen auch im erwachsenen Zustande der Regel entgegen mehr oder weniger hinter dem Tympanicum liegt; es scheint mir deshalb nicht notwendig, den älteren Namen Mivarts zu ändern.

Das Entotympanicum der Katze entsteht demnach in Knorpel. Außer für die *Carnivoren* gilt dies sicher auch für die Fledermäuse und sehr wahrscheinlich auch für die *Xenarthra*. In den übrigen Fällen ist aber Knorpel in der Bulla nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden und Parker (1874) erwähnt sogar ausdrücklich, daß das »Os bullae« beim Schweine nicht knorplig vorgebildet sei.

Diese Tatsachen nötigen aber nicht dazu, das Entotympanicum der verschiedenen Säugetiere nicht zu homologisieren. Die übrige Übereinstimmung ist so groß, daß, wie mir scheint, über eine solche Homologie kein Zweifel möglich ist. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß das Entotympanicum zu denjenigen Fällen gehört, in denen nach van Wijhe bei der Ontogenese eines ursprünglich primären Knochens später das Knorpelstadium überschlagen wird. Auch Gaupp (1901) gibt die Möglichkeit dieses Vorganges zu: »Manche Thatsachen weisen darauf hin, daß ontogenetisch bei der Entstehung eines solchen [d. h. eines primordialen] Knochens das Knorpelstadium auch unterdrückt bleiben kann« (l. c., S. 909). Für die in der Literatur bekannten Beispiele verweise ich auf die von Gaupp am genannten Orte gegebene Übersicht (siehe auch Gaupp 1903).

Hier findet man auch Beispiele eines Vorganges, welcher in gewissem Sinne dem vorhin genannten gerade entgegengesetzt ist: es kann nämlich geschehen, daß ein anfänglich als Deckknochen angelegter Knochen sich bei seinem weiteren Wachstum in Knorpel ausbreitet und also zum Teil primär erscheint (z. B. das Dentale in den vorderen Teil des Meckelschen Knorpels). Auch hiervon liefert die Verknöcherung der Bulla ein Beispiel: der Knorpel der Paukenhöhlenwand verknöchert nämlich, wie aus den oben zitierten Worten Flowers hervorgeht, nicht immer selbständig, sondern bisweilen auch vom Tympanicum aus. Flower nennt hierfür keine Beispiele und mir ist nur eines bekannt und zwar der Hund; s. den Systematischen Teil.. Man kann diese Verknöcherungsweise auf zwei verschiedenen Weisen aus der bei den *Herpestoidea* üblichen entstanden denken: entweder ist die im Knorpel des Entotympanicum entstehende Verknöcherung noch als Entotympanicum aufzufassen, welches aber nicht mehr als besonderer Knochenkern angelegt wird, oder sie ist nichts

mehr als ein Teil des Tympanicum[1] und vom Entotympanicum ist nur die knorplige Anlage erhalten. Die erste Vorstellung scheint mir nicht so ungereimt, wie Gaupp will: »Die alte Meinung Dugès, nach der immer da, wo an Stelle von zwei durch die Vergleichung postulierten Knochen nur einer vorhanden ist, das Fehlen des einen durch eine supponierte ‚fusion primordiale' erklärt wurde, taucht immer wieder gelegentlich auf .... Solange aber nicht durch die Ontogenese thatsächlich nachgewiesen ist, daß eine solche Verschmelzung zweier discret angelegter Knochenstücke wirklich stattgefunden hat, ist diese Ausdrucksweise als durchaus unzutreffend zurückzuweisen. Nicht die bloße Lagebeziehung eines Knochens giebt den Ausschlag für die Homologisirung, sondern die Frage, von wo aus die Verknöcherung eines bestimmten Gebietes erfolgte« (Gaupp, 1894, S. 83 ff.). Ontogenetisch sind zwar beim Hunde die beiden Knochenkerne nicht mehr getrennt, aber die Frage ist, wie sie sich in der Phylogenie betragen haben, und dann sehe ich keine Schwierigkeit in der Meinung, daß die Verwachsung von Tympanicum und Entotympanicum (welche im späteren Alter auch bei den übrigen *Herpestoidea* meistens stattfindet) nach und nach verfrüht sei, so daß endlich das Entotympanicum schon bei seiner ersten Anlage in unmittelbarer Berührung ist mit dem Tympanicum.

Zugunsten dieser Auffassung gegenüber der zweiten spricht, daß man bei den *Carnivoren* keine Beispiele kennt, bei welchen ein Teil des Knorpels selbständig, ein andrer vom Tympanicum aus verknöchert und dergleichen Fälle müßten doch existiert haben, falls die zweite Meinung die richtige ist. Dasselbe Argument gilt vielleicht in noch höherem Grade für das Verhalten der *Prosimiae*: die Bulla scheint hier vom Petrosum aus zu verknöchern, wenngleich die definitive Gestalt bei den *Lemuriden* die größte Übereinstimmung mit dem Entotympanicum von *Tupaja* aufweist (Knorpel ist in diesen beiden Fällen nicht nachgewiesen). Auch hier könnte die Verdrängung vom Entotympanicum durch das Petrosum nur allmählich stattgefunden haben; Übergänge, bei welchen die Bulla zum Teil aus dem Entotympanicum, zum Teil aus dem Petrosum zusammengesetzt ist, sind jedoch nicht bekannt. Vorläufig scheinen mir daher diese Tatsachen am besten durch eine »fusion primordiale« erklärt werden zu können.

[1] Die Tatsache, daß in diesem Falle das Tympanicum zum Teil knorplig vorgebildet wird, ändert natürlich nichts an der Auffassung des Tympanicum als Deckknochen, weil der Annulus selbst auch beim Hunde nicht knorplig präformiert ist und die Ausdehnung in den Knorpel erst sekundär stattfindet.

6. Die übrigen Knochen.

Über die sonstigen Knochen, welche sich an der Wand der Paukenhöhle und ihrer Nebenhöhlen beteiligen können, kann ich mich hier kurz fassen: sie sind von untergeordnetem Interesse und ich werde sie überdies im Systematischen Teile ausführlicher besprechen.

Das Basisphenoid ist als Hauptbestandteil der Bulla charakteristisch für die meisten *Insectivoren*. Es vertritt hier mittels eines flügelförmigen Proc. tympanicus das Entotympanicum oder das Tympanicum andrer Säugetiere. Außerdem kann es durch Aushöhlung der Diploë zu fernerer Vergrößerung des Sinus hypotympanicus beitragen (*Talpa*, *Chrysochloris*).

Bei den *Myrmecophagidae* bildet das Basioccipitale einen Proc. tympanicus.

Bei *Phascolomys* und *Elephas* dehnt sich der Sinus hypotympanicus bis in das Exoccipitale aus.

Nur bei *Echidna* und wahrscheinlich bei den *Myrmecophagidae* ist das Pterygoid ins Bereich der Paukenhöhlenwand gekommen.

Oftmals finden sich auch Teile vom Kiefer- und Hyoidbogen in der Wand der Paukenhöhle vor; dieselben bespreche ich jedoch in einem besonderen Abschnitt (S. 371).

IV. Die Bulla ossea.

Schon mehrere Male habe ich die Bulla ossea und ihre Bestandteile genannt und im Systematischen Teile werde ich sie für die verschiedenen Säugetiere ausführlich beschreiben. An dieser Stelle soll nur auf einige allgemeine Eigenschaften näher eingegangen werden.

Mit dem Namen Bulla ossea oder Paukenblase bezeichnet man die knöcherne Blase, welche an der Schädelbasis hervortritt und die Paukenhöhle einschließt. Sie stellt die ventrale Wand dieser Höhle dar und ist deshalb flach oder, wenn ein Sinus hypotympanicus vorhanden, mehr oder weniger aufgeblasen. Wenngleich im ersteren Falle der Name »Bulla« nicht immer sehr zweckmäßig sein mag (Hagenbach spricht deswegen von »Paukenkapsel«), erscheint es nicht notwendig, diesen durch den Brauch gerechtfertigten Namen abzuändern.

Meistens umfaßt die Bulla nicht nur die Paukenhöhle und den Sinus hypotympanicus, sondern auch den Recessus meatus. Dessen Wand stellt nämlich, wenn sie verknöchert ist, gewöhnlich eine unmittelbare Fortsetzung der ventralen Paukenhöhlenwand dar und ist äußerlich von derselben nicht zu trennen. Diese Tatsache hat man oft

nicht genügend berücksichtigt und dies ist Ursache, daß man bisweilen die ganze Höhle der Bulla als Paukenhöhle und den zylindrischen Teil des Gehörganges kurz als »Gehörgang« beschrieben findet (s. S. 360).

In notwendigem Zusammenhange mit der späten Entstehung der ventralen Paukenhöhlenwand steht die Tatsache, daß auch die Bulla ossea ontogenetisch erst spät auftritt.

An der Zusammensetzung derselben können sich alle Knochen aus der Umgebung beteiligen. Es gibt jedoch einige Eigentümlichkeiten, welche den Bullae verschiedener Zusammensetzung eigen sind.

Wie schon auf S. 356 näher beschrieben, ist der Annulus tympanicus im Anfange bloß durch eine schmale Wand vom Schädel getrennt. Das zwischen Annulus und Petrosum oder zwischen Annulus und Alisphenoid liegende Ostium tymp. tubae durchbohrt diese Wand und teilt sie in eine orale und eine aborale Abteilung. Auch an der späteren Bulla ossea kann man diese beiden Teile im großen und ganzen noch unterscheiden: die vordere Wand der Bulla liegt oral, die innere und hintere Wand aboral von der genannten Öffnung. Die gegenseitige Lagerung der Knochen erklärt, daß Alisphenoid und Squamosum fast ausschließlich sich an dem erstgenannten Teil der Wand beteiligen, Basisphenoid, Entotympanicum und Petrosum an dem zweiten, während das Tympanicum beide bilden kann.

Was die Form betrifft, so ist die Bulla nicht selten in der sagittalen Achse des Schädels länger als in der transversalen, jedoch so, daß die längste Achse nicht genau sagittal läuft, sondern mit derjenigen der andern Bulla nach vorn konvergiert. Bezüglich der Lage der Bulla ist zu bemerken, daß in der Regel nach hinten For. lacerum posterius, Exoccipitale und Mastoid sie begrenzen, nach außen das Squamosum, nach vorn Alisphenoid und For. lacerum anterius, nach innen die Pars petrosa oder das Basioccipitale und mitunter das Basisphenoid. Die letztgenannten Knochen, namentlich das Basioccipitale, trennen demnach die beiden Bullae voneinander.

Fig. 8.

Bulla ossea, schematischer Frontalschnitt. Petrosum getüpfelt, Squamosum kreuzweise gestrichelt, Tympanicum schwarz. *b.o.* Basioccipitale.

Die Anschwellung der Bulla geschieht nicht nur in der vertikalen, sondern auch in der horizontalen Richtung. Dementsprechend überdeckt sie mit einem nach innen umgeschlagenen Rande einen größeren oder kleineren Teil der benachbarten Schädelpartie (Fig. 8).

Erstens kann sie dadurch die Pars petrosa ganz unsichtbar machen: ferner kann sie sich über die beiden Foramina lacera ausbreiten und das vordere derselben sogar ganz abschließen; ihre Wand ist dann von der Schädelhöhle aus zu sehen (deutlich z. B. bei *Elephas* und *Toxodon*). Endlich kann sie sich auch nach vorn über das Alisphenoid und medialwärts über das Basioccipitale fortsetzen; im letzteren Falle nähern sich die beiden Bullae und vereinzelt kommen sie sogar miteinander in Berührung einige *Rodentia*).

Im ganzen ist die Bulla einer Schale ähnlich (Fig. 6), deren Öffnung, das For. magnum bullae, durch den Schädel geschlossen wird. Infolge von Einschnitten im Bullarande aber bleiben zwischen ihr und Schädel eine Anzahl von Öffnungen frei. Außer derjenigen, durch welche der zylindrische äußere Gehörgang mit der Bullahöhle kommuniziert, sind es die folgenden (vgl. Fig. 5):

1) Die Fissura Glaseri, zwischen Tympanicum (Sulcus malleolaris) und Petrosum oder Margo fissurae des Squamosum, gibt der Chorda tympani und dem Proc. Folii, im Anfange auch dem MECKELschen Knorpel Durchtritt[1]. Oftmals ist sie nicht spaltenförmig wie beim Menschen, sondern kreisrund.

2) Das Ostium tympanicum tubae, meistens vorn in der Paukenhöhle, zwischen Tympanicum und Petrosum oder Alisphenoid. Durch diese Öffnung hängt die Tuba auditiva mit der Paukenhöhle zusammen.

3) Das For. stylomastoideum, zwischen Tympanicum und Mastoid oder Proc. posttympanicus. Hierdurch verlassen Facialis und Hyoidbogen die Paukenhöhle in derselben Weise wie Chorda tympani und Kieferbogen durch die Fissura Glaseri.

4) Das For. caroticum posterius, zwischen Tympanicum und Perioticum, meistens hinten in der Paukenhöhle wie das vorige, aber mehr nach innen (ventral); es ist vorhanden, wenn die Carotis interna (oder die Arteria stapedia) durch die Paukenhöhle geht. Die Carotis verläßt dann die Höhle durch eine zweite, weiter oral gelegene Öffnung.

Auf die meisten dieser Öffnungen komme ich bei der Beschreibung der Blutgefäße und Nerven noch zurück. An dieser

[1] Die Bezeichnung »Fissura Glaseri« ist demnach hier in Übereinstimmung mit dem Gebrauch in der Säugetieranatomie etwas weiter genommen als in der menschlichen Anatomie, in welcher ja nur die Öffnung zwischen Petrosum (Tegmen tympani) und Tympanicum, also die Fissura petro-tympanica, durch sie angedeutet wird.

Stelle soll nur das Ost. tympanicum tubae etwas näher besprochen werden. Oft bleibt dasselbe eine einfache Öffnung, nicht selten jedoch verlängert es sich zu einer die Tuba einschließenden Röhre, der Pars ossea tubae. Außer dem Ost. tympanicum ist dann noch eine zweite Öffnung, am entgegengesetzten Ende der knöchernen Tuba liegend, zu unterscheiden: man kann dieselbe Orificium (externum) tubae nennen. In der Regel entsteht die Pars ossea in der Weise, daß die Bulla sich bei ihrer Anschwellung auch der Tuba entlang ausdehnt und dieselbe zwischen sich und Schädel einschließt. Die knöcherne Tuba ist dann gewöhnlich aus Tympanicum und Alisphenoid zusammengesetzt (*Ungulaten*), in andern Fällen kann sich auch das Entotympanicum an ihr beteiligen (*Felidae*, *Viverridae*), während manchmal das Tympanicum allein ohne Mithilfe des Alisphenoid eine geschlossene Röhre für die Tuba bildet (einzelne *Carnivora* und *Rodentia*). Daß die Pars ossea tubae der Affen und des Menschen in einer ganz andern Weise entsteht, wird aus dem systematischen Teile hervorgehen.

Zur Verlängerung der knöchernen Tube kann außerdem ein meistens zugespitzter, nach vorn gerichteter Fortsatz der Bulla mithelfen. Bei den *Ungulaten*, bei welchen er am besten entwickelt ist, ist derselbe als Proc. styliformis bekannt und ich werde ihn deshalb auch in den übrigen Fällen mit diesem Namen bezeichnen. Seine An- oder Abwesenheit ist ziemlich unabhängig von der Zusammensetzung der Bulla: wenngleich meistens vom Tympanicum gebildet (*Ungulata*, *Rodentia*, *Simiae*), fehlt er jedoch nicht der aus einem Entotympanicum hervorgegangenen Bulla von *Tupaja* und der vom Petrosum aus verknöcherten der *Prosimiae*. Immer befindet er sich in der Nähe der Tuba. Bei den *Ungulaten* entspringt der Muse. levator veli von diesem Fortsatz und vermutlich stehen beide auch bei andern Säugetieren zueinander in Beziehung.

Die Wand der knöchernen Bulla ist in der Regel dünn; am dicksten und dazu am härtesten ist sie bei den meeresbewohnenden Säugern (*Pinnipedia*; *Cetacea*; bei den *Sirenia*, welchen eine Bulla fehlt, besitzt der Annulus tympanicus selbst große Dicke und Härte).

Über die Eigentümlichkeiten der Bullahöhle ist dem schon oben (S. 339 ff.) Mitgeteilten noch folgendes hinzuzufügen. Sie ist ganz hohl oder enthält Osteophyten oder Septen, welche sie mehr oder weniger vollständig in zwei oder mehr Abteilungen teilen. Wenn die Septen sehr zahlreich sind und einander in verschiedenen Richtungen kreuzen, so entsteht ein zelliger Bau, wie man denselben namentlich

bei *Ungulaten* und *Simiae* antrifft. Sind nur einige wenige Septen vorhanden, so gehen sie meistens strahlig vom Rande des Paukenfells aus und auch bei zelliger Struktur ist eine radiäre Anordnung der Zwischenwände oft nicht zu verkennen. Vermutlich spielt hierbei ein mechanisches Moment eine Rolle.

Während äußerlich derjenige Teil der Bulla, welcher den Rec. meatus bildet, von dem Rest nicht abgetrennt ist (wenigstens wenn die ganze Bulla aus dem Tympanicum hervorgeht), ist die Grenze innerhalb der Paukenhöhle auch am trockenen Schädel sichtbar, und zwar durch den Margo sulci tympanici (S. 361). Bei starker Aufblähung der Bulla ist die Grenze oft noch deutlicher, indem der Sinus hypotympanicus sich längs der unteren Wand des äußeren Gehörganges lateralwärts ausdehnt. Das Proximalende des Gehörganges mit dem Sulcus tympanicus und dem Rec. meatus springt alsdann in die Bulla vor (Fig. 8). Dieser Erscheinung begegnet man z. B. bei den meisten *Carnivora*, *Rodentia* und *Ungulata*.

V. Kiefer- und Zungenbeinbogen.

Wie allgemein bekannt wird das cranielle Ende des Kieferbogens als Malleus und Incus, dasjenige des Hyoidbogens, wie zur Zeit ziemlich allgemein angenommen wird, als Stapes in die Paukenhöhle aufgenommen. Hierauf brauche ich hier nicht näher einzugehen, weil die Gehörknöchelchen für die Wand der Paukenhöhle keine Bedeutung haben; eine Übersicht über die ansehnliche, ihre Onto- und Phylogenese behandelnde Literatur findet man bei Gaupp (1899), während Doran (1879) eine ausführliche morphologische Beschreibung gibt.

Es gibt jedoch andre Teile des Kiefer- und Hyoidbogens, welche sich an der Paukenhöhlenwand beteiligen können und auch deshalb verdienen beachtet zu werden, weil sie weniger bekannt sind oder die Literatur über sie verwirrt ist. Diese Teile sollen hier deshalb besonders besprochen werden.

1. Der Kieferbogen.

Aus der Knorpelspange, welche bei den Säugetieren den Kieferbogen vertritt, gehen Incus, Malleus und Meckelscher Knorpel hervor. Letzterer verläßt die Paukenhöhle durch die Fissura Glaseri (Fig. 5). Nachher geht er größtenteils zugrunde und auch sein proximalstes Ende verschwindet, nachdem ventral von demselben ein Deckknöchelchen sich gebildet hat, welches später mit dem Hammer

verwächst und dessen Proc. anterior (Proc. Folii s. longus) darstellt. Dieser Fortsatz liegt im Sulcus malleolaris und ist hier nicht selten mit dem Tympanicum verwachsen Fig. 4. Seine Spitze ragt oft durch die Fissura Glaseri nach außen.

Weniger bekannt als der Proc. Folii, wenngleich offenbar ebenfalls ziemlich allgemein verbreitet, ist ein zweites Knöchelchen, welches ebenfalls zum proximalen Ende des Meckelschen Knorpels in Beziehung steht. Hagenbach (1835) ist der erste, welcher es erwähnt, auch hat er es später (1841) ausführlicher beschrieben als Ossiculum accessorium malleoli: »Bald nachdem der Dornfortsatz des Hammers (Processus Folii s. Ravii s. spinosus), welcher merklich früher als die übrigen Theile des Hammers zu verknöchern pflegt, sich entwickelt hat, setzt sich an dessen vorderen Rand (ungefähr in der Mitte) ein dünnes Knochenblättchen an, welches im ganzen viereckig gestaltet ist, jedoch gegen die Ansatzstelle hin gewöhnlich etwas schmäler zuläuft. Bei den Wiederkäuern, und unter diesen namentlich bei der Ziege, bemerkte ich, daß dieses Knöchelchen nach vorn mit einem spitzen Fortsatze versehen ist, welcher in paralleler Richtung mit dem vorderen Ende des Processus spinosus verläuft, und schon sehr frühe zu einem gemeinschaftlichen Fortsatze verwächst. Dieser Doppelfortsatz, dessen äußerste Spitzen bisweilen noch eine zeitlang getrennt bleiben, wurde wohl bisher nie als solcher erkannt, sondern für den gewöhnlichen Processus spinosus gehalten, was um so begreiflicher ist, als die erwähnte Verwachsung sehr frühe, gewöhnlich schon vor der Geburt, erfolgt. Es ist mir ziemlich wahrscheinlich, daß auch bei den übrigen Säugethieren der Processus spinosus ursprünglich in der angegebenen Weise aus zwei Fortsätzen besteht (was schon zum Theil daraus zu entnehmen sein möchte, daß er nicht selten der Länge nach eine rinnenartige Vertiefung zeigt), doch habe ich mich bis jetzt außer der Ziege und dem Kalbe bei keinem anderen Säugetiere durch wirkliche Beobachtung davon überzeugen können. Das Knöchelchen selbst gewinnt nun allmählich an Dicke und Umfang, so daß es gegen das Ende seines Wachsthumes die Größe des Hammers nicht selten um das Doppelte oder Dreifache überschreitet. Wer daher seinen Zusammenhang mit dem Hammer in früherem Fötuszustande nie beobachtet hat, wird es kaum glauben können, daß dasselbe ursprünglich ein ergänzender Bestandtheil des Hammers ist. Seine Gestalt hat im ausgebildeten Zustande keinen so deutlich ausgeprägten Typus, wie die Gehörknöchelchen selbst, und wechselt auch nach den verschiedenen

Geschlechtern der Säugetiere, selbst mehr oder weniger auch nach den einzelnen Individuen. Es hat gewöhnlich nach außen eine etwas gewölbte und rauhe, nach innen eine platte und ebene Fläche, und läuft nach oben und vorn in einen freien und abgerundeten Rand aus, während es nach unten, wie schon erwähnt, mit dem Processus spinosus des Hammers verbunden ist. Es besteht ferner nicht aus einer so compacten Knochenmasse, wie der Hammer selbst, sondern hat eher wie die Bulla ossea eine spongiöse Beschaffenheit. Betrachtet man das Knöchelchen in seinem natürlichen Zusammenhange mit den übrigen knöchernen Theilen des Gehörorgans, so bemerkt man, daß es eine Lücke ausfüllt, welche sich zwischen dem Paukenknochen (Bulla) und dem Felsenbeine ganz nahe an der vordern Wand des im Entstehen begriffenen Porus acusticus befindet, und somit die Paukenhöhle nach vorn und oben schließen hilft. Bis gegen die Geburt hin, manchmal auch einige Zeit nach derselben, läßt sich dieses Knöchelchen, wenn die betreffenden Teile einer längeren Maceration ausgesetzt waren, für sich darstellen, so daß es noch frei von aller übrigen Verbindung nur als ein Anhang des Hammers erscheint. Später aber verwischen sich allmählich seine Umrisse, und es verschmilzt mit der vordern und äußern Fläche des Paukenknochens.« Und ferner: »Öfter verwächst es nur unvollständig, so daß man bei genauer Aufmerksamkeit auch noch an reiteren Schädeln eine Andeutung seiner früheren Existenz bemerken kann. Dies ist namentlich bei den Wiederkäuern der Fall, wo man entweder das zugespitzte Ende des Knöchelchens hervorragen sieht, während die übrigen Partieen bereits verschwunden sind, oder bei völlig verschwundenem Fortsatze noch einzelne Umrisse des letzteren selbst bemerkt (wie dies besonders mit dem obern frei stehenden Theile der Fall ist, welcher in der natürlichen Verbindung der Knochentheile an das Felsenbein anstößt). Bisweilen bleibt als seltnere Ausnahme das Knöchelchen in seinen gesammten Umrissen noch geraume Zeit nach der Geburt sichtbar, wie ich dies an dem Paukenknochen eines Kalbes und eines Schafes gefunden habe. An solchen Exemplaren erkennt man deutlich, daß das Knöchelchen trotz der beginnenden Verwachsung mit den Knochen immer fort wächst und zunimmt, weshalb dann auch seine Größe gegen die des Hammers auffallend absticht, welcher letztere, sobald er einmal in den Verknöcherungszustand übergegangen ist, in seinem Wachsthume völlig stille steht. Bei vielen Säugethieren endlich, wie namentlich bei den reißenden und nagenden Thieren, scheint das Knöchelchen sehr frühe

mit den umgebenden Theilen zu verwachsen, da es mir selbst an jüngeren Schädeln aus den genannten Familien selten gelang eine deutliche Spur desselben aufzufinden, obgleich ich bei den meisten derselben im Fötuszustande die erste Anlage dazu bemerkt hatte.«

»Bei der neugebornen Katze sah ich als ein Analogon des erwähnten Knochenstückchens ein kleines, breitgedrücktes Knöpfchen, welches sich ungefähr in der Mitte des Dornfortsatzes an dessen oberen Rand ansetzte« (Hagenbach 1835). Beim Pferde und Esel vermißte er es.

Unabhängig von Hagenbach beschreibt Dieterich (1841) eine »Apophyse« des Proc. Folii, welche offenbar dem Ossiculum accessorium identisch ist: »An seinem Ursprung ist er [d. h. der Proc. Folii] mit einer Apophyse versehen, welche bei Hund und Katze in der Paukenhöhle eingeschlossen ist, beim Hirsch und Ziegengeschlecht außerhalb derselben in einer besondern Grube liegt. Bei den Wiederkäuern übertrifft diese Apophyse den Hammer an Masse, bei den Einhufern ist sie nicht so deutlich« (l. c., S. 68). Die genannte Grube beschreibt er später für Hirsch, Ziege und Gemse in dieser Weise: »Nach innen vom Gelenkhügel eine zottige Grube für die Apophyse des Hammers, gebildet von Schuppe, großem Keilbeinflügel und Pyramide« (l. c., S. 87).

Hyrtl (1845) fand Hagenbachs Beobachtung bestätigt »an jungen Embryonenschädeln unserer einheimischen Wiederkäuer und unter den Exoten bei Auchenia Llama, Antilope dorcas, Moschus [*Tragulus*] javanus und Hippopotamus amphibius (l. c., S. 67). Und S. 19: »Bei den Hirschen finde ich die obere Wand der Pauckenhöhle durch einen selbständigen Knochen gebildet, der eine zwischen dem Felsenbeine und der Schuppe übrig bleibende Lücke ausfüllt. Er findet sich an allen von mir untersuchten Exemplaren. Seine obere, der Schädelhöhle zugekehrte Fläche ist mäßig konvex, die untere oder Pauckenfläche konkav. Nicht die ganze obere Wand der Trommelhöhle, sondern nur ihre vordere Hälfte wird durch ihn gebildet. Er läßt sich, da er nur wenig zackige Verbindung mit seinen Nachbarn hat, am macerirten Schädel leicht mit dem Meißel von der Schädelhöhle aus in das Cavum tympani hineindrücken. Bei Cervus pygargus, axis, Muntjak und capreolus fehlt er.«

Wenngleich Hyrtl dieses Knöchelchen nicht mit dem von Hagenbach entdeckten vergleicht, so scheinen beide doch homolog zu sein. Hierfür spricht die übereinstimmende Lage. Das von Hyrtl beschrie-

bene unterscheidet sich bloß dadurch vom Ossiculum malleoli, daß es ganz frei bleibt und selbst nicht mit dem Proc. Folii verwächst.

Ein genau mit der Beschreibung Hyrtls übereinstimmendes Knöchelchen finde ich bei *Tragulus meminna*: auch hier ist es ganz frei und stellt ein kleines Stückchen der vorderen oberen Wand der Paukenhöhle dar. Seine Lage stimmt vollkommen mit derjenigen des Ossiculum accessorium von *Ovis* (Fig. 4) und *Sus* überein.

Für die Homologie dieser verschiedenen Knöchelchen spricht endlich auch der Zustand beim Schweine: hier ist das Knöchelchen nach der Darstellung von Baumüller (1879), der es an Serienschnitten untersuchte, einerseits mit dem Proc. Folii vereinigt (wie das Ossiculum malleoli), anderseits aber ist es auch mit der Dura in Berührung (wie bei *Cervus*). Für einen Embryo von 14 cm Länge (Stirn—Tuberositas Ischii lautet Baumüllers Beschreibung: »Nach hinten ist es [d. h. das Knochenplättchen, welches den Proc. Folii darstellt] in knöcherner Vereinigung mit einem dreikantig-prismatischen Knochenstückchen, dessen eine Kante zwischen die knöcherne Schuppe des Schläfenbeins und das noch knorplige Felsenbein eingekeilt ist, wo es in ziemlich nahe Berührung mit der Dura kommt, dessen untere Fläche das Dach der Paukenhöhle bilden hilft. . . . Mit dem Paukenring wurde es jedoch niemals knöchern verwachsen gefunden« (l. c., S. 502).

Diese Beschreibung kann ich bestätigen und hinzufügen, daß die Verbindung des Proc. Folii mit dem Ossiculum accessorium medial vom Meckelschen Knorpel liegt und ebenfalls medial von der Öffnung, durch welche die Chorda tympani die Paukenhöhle verläßt (s. Fig. 4 *c.t.*, S. 343).

Ein auf Grund seiner Lage ebenfalls mit dem Ossiculum accessorium malleoli gleichzusetzendes Knochenstückchen fand ich auch bei einer Anzahl *Xenarthra* (*Choloepus*, *Gravigrada*); auch hier liegt es in der oberen vorderen Wand der Paukenhöhle; es ist nicht mit dem Proc. Folii verwachsen, sondern entweder frei oder mit andern Knochen in Zusammenhang (siehe den Systematischen Teil).

Das »Ossiculum accessorium malleoli« kann man demnach definieren als ein Knöchelchen, welches der oberen Seite des proximalen Endes des Meckelschen Knorpels anliegt und nicht nur in der Regel den vorderen Teil des Paukenhöhlendaches bilden hilft, sondern auch oftmals zwischen Squamosum, Alisphenoid und Petrosum unmittelbar der Dura Mater anliegt. Bisweilen bleibt es frei, meistens aber verwächst es mit einem der benachbarten Knochen. Seine Anwesenheit

ist bei Vertretern der *Xenarthra*, *Carnivora*, *Rodentia* und *Ungulata* festgestellt worden.

Ich vermute jedoch, daß es noch bei vielen andern Säugetieren vorkomme, durch seine frühzeitige Verwachsung aber unbekannt geblieben sei. Die Stelle, an welcher es z. B. bei *Cervus* anzutreffen ist, wird in andern Fällen vom vorderen Teile des dem Petrosum angehörigen Tegmen tympani eingenommen. Diesen vorderen Teil fand W. Gruber (1859) beim Menschen bisweilen als einen selbständigen Knochen (»Ossiculum tegmenti tympani cuneiforme«) vom übrigen Tegmen tympani getrennt und Hyrtl erwähnt in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen einen ähnlichen Fall und vergleicht auch diesen Knochen mit dem von ihm beim Hirsch gefundenen. Berücksichtigt man ferner die Tatsache, daß in andern Fällen (z. B. bei den übrigens in den Eigentümlichkeiten der Paukenhöhlenwand so sehr mit den *Simiae* und dem Menschen übereinstimmenden *Prosimiae*) der vordere Teil des Tegmen tympani durch das Alisphenoid vertreten wird, dann liegt die Vermutung nahe, daß auch in diesem Teile des Alisphenoid dasselbe Knöchelchen zu suchen sei. Parker (1885) erwähnt bei Embryonen verschiedener Säugetiere (*Phascolarctus*, *Talpa*) ein Knochenstückchen, welches er dem Supraangulare niederer Wirbeltiere gleichsetzt; nicht unwahrscheinlich ist auch dieses nichts andres als das Ossiculum malleoli.

Ob diese Hypothesen richtig sind, kann aber erst durch weitere ontogenetische Untersuchungen entschieden werden. Ich hielt es dennoch für wünschenswert, an dieser Stelle auf das erwähnte Knöchelchen aufmerksam zu machen, weil es m. E. bei Betrachtungen über die Homologien der Schädelknochen (namentlich des Tympanicum) berücksichtigt zu werden verdient.

2. Zungenbeinbogen.

Wie der Kieferbogen tritt auch der Zungenbeinbogen in Beziehung zur Paukenhöhle. Nachdem sein craniales Ende als Stapes abgetrennt ist, verbindet sich die Spitze des übrigbleibenden Teiles, des sogenannten Reichertschen Knorpels, mit der noch knorpligen Pars vestibularis der Ohrkapsel, und zwar an der Crista facialis (Fig. 3, S. 342). Broman beschreibt beim Menschen als Interhyale einen Blastemstrang, welcher den Reichertschen Knorpel noch eine Zeitlang mit dem Stapes verbindet, später aber verschwindet. Ob das namentlich von Parker bei verschiedenen Säugetieren als Interhyale oder Infrastapediale beschriebene Knorpelchen und viel-

leicht auch die »Sesamknöchelchen« im Muse. stapedius, von welchen z. B. Hyrtl (1845, S. 84) Meldung macht, zu Bromans Interhyale in Beziehung stehen, ist nicht gewiß.

Die Vereinigung der Spitze des Reichertschen Knorpels mit der Ohrkapsel findet nach den übereinstimmenden Angaben von Dreifuss (Kaninchen, Schaf und Broman (Mensch) statt mittels einer Blasteminsel, in welcher ein selbständiger Knorpelkern auftritt: das Intercalare (Dreifuss) oder Laterohyale (Broman). Nach Noordenbos (1904) sollte ein solcher Knorpelkern aber beim Maulwurf fehlen. Während Dreifuss die Frage über die Herkunft dieses Knorpelchens offen läßt, gehört es nach Broman zum Hyoidbogen, mit welchem sein Blastem vom Anfange an zusammenhängt.

Im Reichertschen Knorpel treten höchstens vier Verknöcherungen auf (integro-cornuat nach der Terminologie von Howes). Sie stellen das vordere Horn des Zungenbeins dar. Über ihre Benennung herrscht große Verwirrung; in Nachfolge Webers (1904) nenne ich sie Tympanohyale; Stylohyale; Ceratohyale (Epihyale Flower u. a.); Hypohyale (Ceratohyale Flower u. a., Apohyale der französischen Autoren). Das Tympanohyale liegt am meisten proximal (cranial), die andern folgen ihm in der genannten Reihenfolge.

Oftmals fehlt eines oder mehr Glieder der Kette: das Hyoid ist dann »discreto-cornuat«. Der nicht verknöchernde Teil ist durch einen Knorpelstrang oder ein Ligament vertreten, selten ganz atrophiert.

Für die Paukenhöhle ist nur das Tympanohyale von Interesse. Der Namen stammt von Flower (1871) her, dem ersten, der es als selbständiges Element des Hyoidbogens unterschied. Mittels seines proximalen Endes ist das Tympanohyale immer mit dem Perioticum verwachsen (nur bei einigen *Erinaceus*-Arten soll dies nach Leche, 1902, nicht der Fall sein). Die Stelle der Verwachsung ist natürlich dieselbe wie diejenige, wo ursprünglich der Reichertsche Knorpel mit der Ohrkapsel vereinigt war, und befindet sich daher hinten an der Crista facialis, lateral vom N. facialis und etwas caudal von der Fen. vestibuli (Fig. 4, S. 313). Das Tympanohyale stellt also einen Fortsatz des Petrosum dar, welchen man mit Franck Proc. hyoideus (»processo timpanoiale« Ficalbi) nennen kann und manchmal, namentlich bei den *Ungulaten*, stark ausgebildet ist. Früher nannte man es fälschlich »Proc. styloideus«: der eigentliche Proc. styloideus, nämlich derjenige des Menschen, geht, wie Flower (1871) gezeigt

hat, aus der Verwachsung zweier Knochenpunkte, Tympano- und Stylohyale, hervor.

Eine solche Verwachsung des Tympano- mit dem Stylohyale ist sehr selten (auch beim Menschen ist sie übrigens fakultativ). Gewöhnlich bleiben die beiden durch einen unverknöcherten Teil des Reichertschen Knorpels, Howes' Tympanostyloid-synchondrose, getrennt. Ein Gelenk scheint an dieser Stelle niemals zu entstehen und es steht diese Verbindung dadurch in Gegensatz zu derjenigen zwischen den übrigen Knochen des Hyoidbogens. Vor der Verknöcherung ist der Reichertsche Knorpel denn auch aus nur drei Gliedern zusammengesetzt (s. z. B. Parkers Monographien): das untere ist das Hypohyale, das nächstfolgende das Ceratohyale (Parkers »lower ceratohyal«), während in dem oberen Stück die Knochenkerne des Stylo- und Tympanohyale entstehen. Zwar unterscheidet Parker an diesem letztgenannten Glied ein »upper ceratohyal« und ein »epihyal« (welche bzw. das Stylohyale und das Tympanohyale vertreten), aber diese sind höchstens durch Dickenunterschied, nie durch ein Gelenk voneinander getrennt.

Da demnach im Knorpelstadium noch kein getrenntes Tympano- und Stylohyale aufzufinden ist, ist es genau genommen nicht gestattet, von einem knorpligen Tympanohyale oder Stylohyale zu sprechen, es sei denn, daß man das Tympanohyale als die Verknöcherung des Intercalare betrachtet. Daß dies in der Tat der Fall ist oder wenigstens ursprünglich der Fall war, scheint mir sehr wahrscheinlich. Es ist gewiß, daß das Intercalare in das Tympanohyale aufgenommen wird: ob jedoch die Verknöcherung vom Intercalare aus ihren Ursprung nimmt, ist infolge der frühzeitigen Verschmelzung des Intercalare sowohl mit der Ohrkapsel als mit dem Reichertschen Knorpel (Dreifuss, Broman) schwer zu entscheiden. Es steht jedoch fest, daß die Verknöcherung des Tympanohyale nahe dem Schädel anfängt, auch dann, wenn dieser Knochen später eine solche Länge aufweist, daß er sich jedenfalls auch über das Gebiet des Intercalare hinaus ausgedehnt haben muß (*Ovis*, nach Ficalbi). Auch die vollständige und dazu immer frühzeitige Verwachsung des Tympanohyale mit dem Schädel deutet auf eine größere Unabhängigkeit vom übrigen Zungenbein als man erwartet haben würde, wenn das Tympanohyale eine Verknöcherung des Reichertschen Knorpels selbst wäre.

Nach Parker soll bei einigen *Insectivoren* das proximale Ende des Zungenbeinbogens sogar vom Petrosum aus verknöchern. Es ist,

falls dies richtig ist und nicht doch die allererste Anlage getrennt entsteht), erlaubt, diesen Teil des Hyoidbogens mit dem Tympanohyale gleichzusetzen, auch deshalb, weil nach Flower (1871) beim Schafe diese Art der Verknöcherung nebst der mit einem selbständigen Knochenkern nachzuweisen ist.

Parker spricht einige Male (1886[a], S. 103; 1886[b], S. 153) außer vom Tympanohyale noch von einem kleinen, demselben anliegenden Deckknochen (von ihm »Stylohyale« genannt). Welche Bedeutung man diesem Knochen zuschreiben soll, ist nicht deutlich: Parkers Angaben sind dazu zu unbestimmt.

Das craniale Ende des Reichertschen Knorpels und daher auch das Tympanohyale liegt anfänglich im hinteren Teile der Paukenhöhle, zwischen Annulus tympanicus und Petrosum (Fig. 5, S. 357). Sekundär kann es dann durch die Verbreiterung des Tympanicum bei der Entstehung der Bulla von der Paukenhöhle angeschlossen werden (*Ungulaten*). Bei einigen *Ungulaten* (*Equus*, *Bos*) befindet sich schon embryonal der Reichertsche Knorpel mehr nach außen, lateral vom Annulus, und deshalb von der Paukenhöhle ausgeschlossen (s. den Systematischen Teil). Es ist dies wohl sicher ein abgeänderter Zustand.

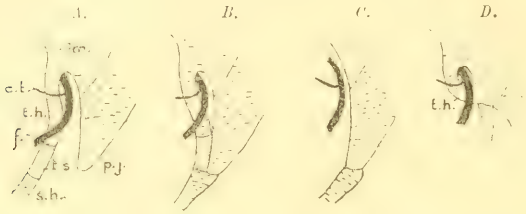
Der Reichertsche Knorpel verläßt mit dem Facialis die Paukenhöhle durch die Fissura tympano-mastoidea, zwischen Tympanicum und Mastoid (Fig. 5) und geht nun in der Regel längs dem Tympanicum weiter ventralwärts. Oft wird er dabei aufgenommen in eine Grube der Bulla, deren Gestalt dadurch bisweilen sehr stark beeinflußt ist (viele *Ungulaten*). Außer dem Tympanohyale können auch der Tympanostyloidknorpel und die Spitze des Stylohyale in die Grube zu liegen kommen, welche deshalb den Namen Vagina proc. hyoidei bzw. styloidei bekommen hat.

Gleichwie die ursprüngliche Verbindung des Hyoidbogens mit dem Schädel (vermittels des Steigbügels) durch eine weiter caudal liegende (durch das Laterohyale) vertreten ist, so besteht bei den Säugetieren die Tendenz, auch diese zweite Verbindung durch eine neue zu vertreten. Diese neue Verbindung liegt noch weiter hinten als die zweite und zwar caudal vom For. stylomastoideum. Howes (1897), der auf diese Tatsachen hingewiesen hat, unterscheidet deshalb diesen Zustand des Hyoid als opisthotrematisch (Fig. 9 *B—D*) vom mehr primitiven protrematischen (Fig. 9 *A*).

Der Übergang zwischen diesen beiden ist ein allmählicher. Bei den *Ungulaten* z. B. ist das craniale Ende des Zungenbeinbogens (bzw. das Tympanohyale oft schief nach vorn und unten gerichtet,

bei den *Carnivoren* dagegen schon etwas nach hinten und so kann es ferner geschehen, daß ein Abschnitt des Bogens mit dem Proc. paroccipitalis in Berührung kommt (z. B. in den von Howes genannten Beispielen: *Choloepus*, *Otocyon*, *Procavia*); mit dem Schädel schließt dann der Hyoidbogen eine Öffnung ein, durch welche der Facialis

Fig. 9.



Schematische Darstellung der Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Schädel, *A* protrematisch, *B—D* opisthotrematisch. *c.t.* Chorda tympani; *f.* N. facialis; *m.* Mastoid; *p.j.* Proc. paroccipitalis (jugularis); *s.h.* Stylohyale; *t.h.* Tympanohyale; *t.s.* Tympanostyloidknorpel.

hervortritt (Fig. 9 *B*). Ob hierbei ein Tympanohyale vorhanden ist, wie bei *Choloepus*, oder das craniale Ende des Hyoid knorplig geblieben ist, wie bei *Otocyon*, ist natürlich von untergeordneter Wichtigkeit.

Infolge dieser Verlagerung tritt das Stylohyale zum Proc. paroccipitalis in Beziehung und wenn nun weiter der obere Teil des Reichertschen Knorpels ganz verschwindet, bleibt nur diese Verbindung des Stylohyale mit dem Proc. paroccipitalis übrig (Fig. 9 *C*) (*Lepus cuniculus* nach Howes).

Als eine besondere Modifikation des opisthotrematischen Zustandes scheint man diejenigen Fälle betrachten zu müssen, in welchen das Tympanohyale selbst unmittelbar caudal von der Austrittstelle des Facialis mit dem Mastoid (und nicht mit dem Exoccipitale) verwächst (*Echidna*, *Manis*). Das Tympanohyale ist dann mit seinen beiden Spitzen verwachsen und schließt zusammen mit dem Mastoid das For. stylomastoideum vollständig ein (Fig. 9 *D*).

Ein bedeutender morphologischer Wert kann allen diesen Unterschieden nicht zugeschrieben werden. Zum Teil geht dies schon aus den zahlreichen Zwischenformen hervor, ferner aber auch aus der Tatsache, daß man bei verwandten Tieren sehr verschiedenen Fällen begegnen kann (z. B. *Castor* und *Lepus*; *Procavia* und die übrigen *Ungulaten*). Manchmal ist der opisthotrematische Zustand offenbar die Folge der Entwicklung der Bulla und der dadurch verursachten

Verlagerung des Hyoid rückwärts; in andern Fällen (*Echidna* ist diese Erklärung aber nicht statthaft.

VI. Die Gefäßgänge und -öffnungen.

1. Die Venen.

Für die Paukenhöhlenwand an sich sind die Venen nicht von Interesse; bloß einige Venenlöcher aus der nächsten Umgebung sollen hier kurz erwähnt werden.

Salzer (1895) hat die Entwicklungsgeschichte der Kopfvenen von *Cavia* beschrieben und gezeigt, daß der Sinus transversus, welcher das Blut aus dem Gehirn abführt, im Anfange zwei Abflußbahnen besitzt, die eine hinter der Ohrkapsel (zusammen mit dem Vagus) durch das For. jugulare, die andre vor derselben. Die erstere mündet direkt in die Vena jugularis interna, die letztere vermittels der Vena capitis lateralis (Vena jugularis primitiva Broman, Vena petrosa lateralis Drüner). Es ist dies eine alte, ursprünglich lateral von den Kopfnerven und dem Ohrbläschen laufende Vene. Sie verschwindet meistens bald, bleibt aber bei den *Monotremen* zeitlebens bewahrt (Hochstetter). Sie geht zusammen mit dem Facialis caudalwärts, also medial von Hammer und Amboß und dorsal vom Steigbügel unten längs der Prominentia canalis semicircularis lat.

Das For. jugulare, welches im Primordialcranium in der caudalen Begrenzung der Ohrkapsel gelegen ist (Fig. 3, S. 342), bleibt auch nach der Verknöcherung bestehen als For. jugulare s. lacerum posterius, zwischen Petrosum und Occipitale.

Die dem vorderen Zweig des Sinus transversus Durchtritt verleihende Öffnung hat Fischer an den Primordialkranien von *Talpa* und von einigen Affen als For. jugulare spurium genauer beschrieben. Sie liegt zwischen Ohrkapsel und Lamina parietalis (Fig. 3). Aus ihr geht das schon lange als For. jugulare spurium (s. postglenoideum s. glenoideum) des erwachsenen Schädels bekannte Loch hervor. Bisweilen nimmt dasselbe noch genau die Stelle ein der primitiven Öffnung im Primordialcranium (*Rodentia*), meistens jedoch wird die Austrittstelle der Vene aus dem Schädel ventralwärts verschoben. Die Ursache ist das Squamosum, welches als Deckknochen auf diesem Teile des Schädels entsteht und die aus dem primitiven For. jugulare spurium heraustretende Vene überdeckt und in dieser Weise einen Kanal, den Meatus (Canalis)

temporalis entstehen läßt. Bisweilen ist dieser Kanal zwischen Petrosum und Squamosum, meistens aber ganz vom Squamosum eingeschlossen. Es sind also jetzt zwei Öffnungen zu unterscheiden: diejenige, durch welche die Vene in den Meatus eintritt und welche mit dem ursprünglichen Foramen des Primordialcranium übereinstimmt — man könnte sie For. jugulare spurium primitivum nennen — und die entgegengesetzte Öffnung des Meatus, gleich hinter der Fossa glenoidea gelegen: das eigentliche For. jugulare spurium. Beim Maulwurf (und, soweit bis jetzt bekannt, nur bei ihm) ist schon am Primordialcranium eine Art von knorpeligem Meatus temporalis vorgebildet, vermittels eines von Fischer (1901) beschriebenen, von der Prominentia canalis lateralis aus nach oben gerichteten, Proc. opercularis, dessen morphologische Bedeutung noch dunkel ist.

Die das Blut aus dem Sinus transversus durch den Meatus temporalis ableitende Vene vereinigt sich nach dem Verschwinden der V. capitis lateralis nicht mehr mit der V. jugularis int., sondern hat eine sekundäre Verbindung angegangen mit der inzwischen entstandenen V. jugularis ext. (Salzer). Es entsteht eine Konkurrenz zwischen V. jugularis ext. und int.: manchmal überwiegt die eine, manchmal die andre, manchmal geht sogar eine von beiden ganz zugrunde. Infolgedessen ist das For. jugulare spurium sehr verschieden entwickelt und fehlt nicht selten ganz (siehe Cope, 1880; Loewenstein, 1895; Kopetsch, 1896; Bovero e Calamida, 1903).

Nebst dem For. postglenoideum können in dem Squamosum oder dessen Umgebung noch mehrere venöse Öffnungen von geringerer Bedeutung auftreten; Cope unterscheidet sie als: subsquamosale; postsquamosale; postparietale; supraglenoideum und mastoideum. Am konstantesten ist das letztere, gewöhnlich zwischen Mastoid und Exoccipitale gelegen und auch im Primordialcranium schon vorhanden.

2. Die Arterien.

Die Carotis interna kann mit der Paukenhöhle in enger Beziehung stehen.

Gewöhnlich findet man angegeben, es bestehe ein Unterschied zwischen den *Monotremata* und *Marsupialia* einer-, den *Placentalia* anderseits bezüglich der Art des Eintrittes der Carotis in die Schädelhöhle: bei den ersteren durchbohre sie das Basisphenoid, bei den letzteren hingegen verlaufe sie zwischen Petrosum und Sphenoid,

während hier das For. caroticum meistens zusammenfalle mit dem For. lacerum anterius (medium). Dieser Unterschied ist jedoch nicht konstant: Wińcza (1896) hat gezeigt, daß unter den *Marsupialia Acrobates* eine Ausnahme bildet und anderseits gibt es unter den *Placentalia* mehrere Beispiele von Durchbohrung des Sphenoid (*Erinaceus* und *Centetes*; *Vespertilionidae*; *Orycteropus*; *Herpestinae*). Im Verband hiermit soll darauf hingewiesen werden, daß schon im Knorpelcranium der *Monodelphia* das For. caroticum vom For. lacerum ant. getrennt sein kann (vgl. Gaupp, 1902, S. 164).

Wińcza fand bei mehreren placentalen Säugern, daß embryonal die Carotis, bevor sie das For. caroticum erreicht, der ventralen Seite der Pars cochlearis der Ohrkapsel entlang läuft. Diese Tatsache erklärt den Unterschied der erwachsenen *Placentalia*, bei welchen die Arterie entweder durch die Paukenhöhle geht, oder wie auch bei allen *Monotremata* und *Marsupialia* medial von derselben bleibt.

Dies steht nämlich in Beziehung zur Entstehung der ventralen Paukenhöhlenwand. Wird dieselbe gebildet von den Knochen der Schädelbasis medial vom Petrosum (Basioccipitale, Basisphenoid), dann kommt die Carotis von selbst innerhalb der Paukenhöhle zu liegen (*Myrmecophaga*, die meisten *Insectivoren*); im andern Falle hängt es davon ab, von welcher Stelle die ventrale Wand sich vom Petrosum erhebt, ob die Carotis lateral von ihr, also innerhalb der Paukenhöhle (*Tupaja*, die meisten *Prosimiae* und *Simiae*), oder medial von ihr (die meisten *Xenarthra*, *Carnivora*, *Ungulata*, *Lorisidae* usw.) läuft. Der Carotisverlauf kann in dieser Hinsicht bei nahe verwandten Tieren verschieden sein (vgl. *Xenarthra*, *Prosimiae*, *Rodentia*).

Während ihres Verlaufs durch die Paukenhöhle wird die Carotis meistens in einer Grube (Sulcus caroticus) oder in einem geschlossenen knöchernen Kanal (Canalis caroticus), vom Promontorium gebildet, aufgenommen. Der letztere ist, wenigstens beim Menschen, nicht knorpelig vorgebildet (Rüdinger, 1876; Kan. 1899).

Die Öffnung, durch welche die Carotis in die Paukenhöhle tritt, und welche ursprünglich hinten, zwischen Tympanicum und Petrosum liegt, werde ich als For. caroticum posterius bezeichnen (s. Fig. 5, S. 357). Auf zweierlei Weise kann die Arterie die Paukenhöhle wieder verlassen. Das (eigentliche) For. caroticum kann nämlich mit der Carotis selbst in die Paukenhöhle aufgenommen sein, oder außerhalb derselben bleiben. Im ersteren Falle tritt die Carotis aus der Paukenhöhle gleich in die Schädelhöhle hinein; im letzteren

muß sie erst die Paukenhöhle verlassen durch eine besondere Öffnung zwischen Tympanicum und Petrosum, das For. caroticum anterius[1]. Diese Öffnung befindet sich dann in der Regel gleich hinter oder unter dem (meistens vom For. lacerum ant. nicht getrennten) For. caroticum und die Carotis kann demnach sofort in die Schädelhöhle ziehen.

Man muß also im vollständigsten Falle am Carotiskanale zwei Abteilungen unterscheiden: eine stets kurze primäre, vom For. caroticum s. str. bis zur Schädelhöhle, und eine kürzere oder längere sekundäre, vom For. carot. post. bis zum For. carot. ant.

Auch wenn die Arterie außerhalb der Paukenhöhle bleibt, kann ein sekundärer Sulcus oder Canalis caroticus gebildet werden, entweder durch die mediale Wand der Bulla ossea, oder durch dieselbe in Verbindung mit dem Basioccipitale oder Petrosum (viele *Xenarthra*, *Carnivora*, *Ungulata*, *Rodentia* usw.). Auch dann kann man ein For. caroticum post. und ant. vom For. caroticum s. str. unterscheiden.

Die Entstehung einer Paukenhöhlenwand ist also oftmals die Ursache, daß die Carotis, schon bevor sie ihre ursprüngliche Eintrittsöffnung erreicht, zum Schädel in nähere Beziehung tritt. Dieser Fall ist der oben beschriebenen Bildung des Meatus temporalis, sowie der der knöchernen Tuba, analog.

Embryonal tritt bei allen Säugetieren die Art. stapedia auf als Seitenzweig der Carotis interna. Diese Arterie ist schon lange bekannt und mehrmals beschrieben: bei erwachsenen Tieren z. B. von Otto (1826), Hyrtl (1845), Calori (1856), bei Embryonen von den meisten Autoren, welche die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen untersucht haben, am frühesten von Salensky (1880). Von einem vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte aus ist sie jedoch erst durch Tandler besser bekannt geworden.

Nach dessen Untersuchungen geht sie hervor aus Teilen des ersten und zweiten Aortabogen und einem Ramus anastomoticus zwischen beiden. Bei erwachsenen Säugetieren sind in der Regel nur noch einzelne Teile der Arterie bewahrt geblieben. Anderseits kann sie aber so stark ausgebildet sein, daß sie eine wichtige Rolle spielt bei der Blutversorgung des Gehirns, wobei sogar die Carotis auf den Hintergrund treten oder ganz verschwinden kann. Nach

[1] Die bisweilen angewandten Namen For. caroticum externum und internum scheinen mir deshalb weniger praktisch, weil man leicht den ersteren von ihnen zur Carotis externa in Beziehung bringen könnte.

Tandlers Schema ist die Art. stapedia im vollständigsten Zustande ein Seitenzweig der Carotis interna, welcher zwischen die beiden Schenkel des Steigbügels hindurchtritt und sich nachher in zwei Äste teilt: einen Ramus superior, welcher in die Schädelhöhle geht und hier als Seitenzweig die Art. meningea media abgibt, und einen Ramus inferior, welcher die Paukenhöhle verläßt und an der Schädeloberfläche bleibt (Fig. 5, S. 357). Die ferneren Verzweigungen dieser Rami haben für uns keine Bedeutung.

Bei erwachsenen Tieren kann die Art. stapedia sich bereits außerhalb der Paukenhöhle von der Carotis abzweigen, oder innerhalb derselben. Im ersteren Falle, welcher die Ausnahme bildet (*Ornithorhynchus*, *Muridae*), tritt sie in die Paukenhöhle hinein durch eine der Lage nach mit dem For. caroticum post. übereinstimmende Öffnung. Innerhalb der Paukenhöhle läuft die Arterie erst längs dem Promontorium, entweder oral oder caudal von der Fen. cochleae, zum Stapes und durch dessen Öffnung (bei *Ornithorhynchus*, dessen Steigbügel undurchbohrt ist, bleibt sie dorsal von ihm). Darauf biegt sie sich nach vorn um und läuft, anfänglich mit dem Facialis, unter dem Tegmen tympani entlang, an dessen oralem Ende sie sich in ihre beiden Zweige teilt. Der Ramus inf. verläßt sofort die Paukenhöhle durch die Fissura Glaseri oder durch eine eigne Öffnung; der Ramus sup. geht in die Schädelhöhle hinein. Die für den letzteren bestimmte Öffnung liegt noch im Tegmen tympani (*Erinaceus*) oder an dessen Rande (z. B. *Orycteropus*); Winge (1878) nennt sie For. spinosum, weil er sie, offenbar richtig, mit dem gleichnamigen Loche im Alisphenoid des Menschen vergleicht, welches jedoch nur die Art. meningea media durchläßt. Der Zustand von *Erinaceus* einerseits und derjenige des Menschen und einiger Affen) anderseits sind dann beide auf einen ursprünglichen Zustand (wie bei *Orycteropus*) zurückzuführen, in welchem das For. spinosum noch auf der Grenze von Tegmen tympani und Alisphenoid oder Squamosum zu suchen wäre.

Ebenso wie die Carotis int. kann auch die Art. stapedia, insoweit sie durch die Paukenhöhle geht, ganz oder teilweise in einen knöchernen Kanal eingeschlossen sein (*Insectivora*, *Prosimiae*). Bei einer neugeborenen *Tupaja* finde ich diesen Kanal vom Stapes ab schon als eine knorpelige Röhre vorhanden. Der knöcherne Kanal durchbohrt auch den Steigbügel, welcher dann durch eine Knochenbrücke, den Pessulus (Carlisle), in der Fenestra vestibuli festgeheftet ist. Dieser Pessulus hat aber bisweilen nur die Form eines

Bälkchens, welches die Arterie nur an einer Seite stützt und bei Nagetieren kann dieses Bälkchen auch dann vorhanden sein, wenn ein Knochenkanal für die Art. stapedia übrigens fehlt (Otto).

VII. Die Nerven.

Falls man einige kleinere Nervenäste außer acht läßt, tritt nur der N. facialis zur Paukenhöhle in nähere Beziehung.

Dieser Nerv ist von der Stelle an, wo er durch den Meatus acusticus internus in das Petrosum hineintritt, bis dort, wo er den Schädel verläßt, in einem mehr oder weniger vollständigen Knochenkanale, dem Canalis facialis s. Fallopii, eingeschlossen.

Ein ansehnlicher Teil dieses Kanals ist sekundär entstanden, gleichwie oben für den Canalis caroticus und den Meatus temporalis dargelegt wurde. Vrolik hat gezeigt, daß an ihm drei Abteilungen zu unterscheiden sind.

Die erste Abteilung (von der Schädelhöhle aus gerechnet) endigt nach ihm beim Hiatus canalis facialis (= Hiatus Fallopii s. spurius (Fig. 4, S. 343), durch welchen der N. petrosus superficialis major als erster Seitenast des Facialis den Kanal in oraler Richtung verläßt. Im Knorpelcranium ist diese Abteilung des Kanals die einzige, welche vorhanden ist: »die eigentliche Austrittsstelle, wo der N. facialis die Primordial-Schädelhöhle verläßt, ist am Hiatus Fallopii zu suchen« (Vrolik). Nur diese erste Abteilung des Kanals findet man bei den niederen Vertebraten zurück; bei ihnen zweigt sich der N. palatinus, das Homologon des Petrosus superfic. major, vom Facialis erst ab, nachdem dieser aus dem Schädel herausgetreten ist.

Der Hiatus can. facialis ist demnach als die ursprüngliche Facialisöffnung zu betrachten. Er unterscheidet sich aber in zwei wichtigen Punkten von dem Facialisloch der niederen Vertebraten: erstens liegt er in der Ohrkapsel und zweitens innerhalb der Schädelhöhle, so daß der N. petrosus eine Strecke in dieser Höhle bleiben muß.

Beide Unterschiede erklärt Gaupp im Zusammenhang mit den schon früher besprochenen Umwandlungen, welche die Schädelhöhle der Säugetiere in Vergleichung mit niederen Vertebraten getroffen hat. Die intercapsuläre Lage des Foramen sei die Folge des Wachstums der Cochlea: »Bei den Amphibien liegt es .... auf der Grenze zwischen der »Ohrkapsel« und der soliden Basalplatte«;

bei den Sauriern finden wir den vordersten Teil des Abschnittes der Ohrkapsel, der die Cochlea beherbergt, schon ventral von dem Facialisloch; bei den Säugern liegt das Facialisloch an der dorsalen Kante der Ohrkapsel; nicht nur ventral, sondern auch vor ihm findet sich ein Abschnitt der Ohrkapsel. Diese Veränderungen werden eben verständlich durch die Auffassung, daß bei den Säugern der Ductus cochlearis in die Skelettmasse hineingewachsen ist, die bei den Sauriern den lateralen Teil der vorderen Basalplattenhälfte formiert .... In der Skelettbrücke, die bei den Säugern .... den ersten, ältesten Abschnitt des Facialiskanals (bis zum Hiatus spurius) dorsal abschließt und die den vorderen cochlearen Teil der Ohrkapsel mit dem hinteren verbindet, sehe ich somit die der präfacialen Kommissur der niederen Vertebraten entsprechende Skelettbrücke. Daß man sie bei den Säugern nicht mehr basikapsulär, sondern interkapsulär nennen kann, hat eben seinen Grund darin, daß ein Teil des Craniums, der bei den Sauriern noch ungeteilt war, ‚Basalplatte' bildete, bei den Säugern Cochlearteil der Ohrkapsel geworden ist« (Gaupp 1900, S. 509).

Die Lage innerhalb des Cavum cranii ist eine Folge der Ausbreitung jener Höhle, wodurch Teile in sie aufgenommen sind, die bei den niederen Vertebraten noch außer ihr liegen (l. c., S. 495).

Fischer (1901) hat gezeigt, daß Vroliks Meinung, nach welcher der Hiatus die Stelle sei, wo der Facialis das Primordialcranium verlasse, nicht ganz richtig ist. Er fand nämlich beim Maulwurf und beim Menschen, daß der Hiatus nur eine Durchbohrung ist der knorpligen Wand des primitiven Facialiskanals und daher durch eine Knorpelbrücke von der für den Facialis selbst bestimmten Öffnung getrennt ist. Dasselbe hat übrigens schon früher Ficalbi (1886/87) bei *Ungulaten* beschrieben. Die ursprüngliche Öffnung des Kanals hat sich demnach bei den Säugetieren in zwei Öffnungen zerlegt: eine für den N. petrosus innerhalb, die andre für den Hauptstamm des Facialis außerhalb der Schädelhöhle.

Durch die letztgenannte Öffnung, die Apertura tympanica can. facialis, kommt der Facialis in die Paukenhöhle. Sie liegt im Tegmen tympani, meistens ein wenig oral von der Fen. vestibuli. Mit ihr fängt die zweite Abteilung des Facialiskanals an, welche ganz innerhalb der Paukenhöhle liegt. Der Nerv verläuft nämlich, nachdem er aus der Apertura tympanica hervorgetreten ist, längs dem Tegmen tympani, dorsal vom Steigbügel bleibend, caudalwärts, anfänglich in einer Grube, welche ich Sulcus facialis nenne.

Die Grube wird an ihrer medialen Seite durch das Promontorium, an ihrer lateralen durch die Crista facialis begrenzt.

Die zweite Abteilung des Kanals ist demnach im Knorpelcranium immer nur eine offene Grube, also unvollständig[1]. In der Regel bleibt dieser Zustand auch nach der Verknöcherung bestehen und ist der Facialis also von der Paukenhöhle nicht durch Knochen abgetrennt. Nicht selten aber bildet sich ein vollständiger Knochenkanal (viele *Insectivora*, *Simiae*, Mensch usw.) dadurch, daß, wie Vrolik und Rüdinger (1876) für den Menschen beschrieben haben, beide Ränder der Grube unter dem Nerv einander entgegenwachsen.

Der Facialis verläßt die Paukenhöhle medial von der Stelle, wo der Reichertsche Knorpel mit der Crista facialis verwachsen ist, also durch eine Öffnung, welche lateral vom Zungenbeinbogen, dorsal und medial von der Pars mastoidea eingeschlossen wird. Wenn das Hyoid opisthotrematisch ist, begrenzt es die Öffnung auch ventral (s. Fig. 9), andernfalls wird es an dieser Stelle vom Tympanicum vertreten.

Beim Embryo verläßt der Facialis durch die beschriebene Öffnung nicht nur die Paukenhöhle, sondern zu gleicher Zeit den Schädel. Sie ist deshalb von Broman For. stylomastoideum primitivum genannt worden (Fig. 3, S. 342). Es kann nun geschehen, daß auch beim erwachsenen Tiere der Nerv noch durch diese Öffnung aus dem Schädel heraustritt: der Facialiskanal setzt sich alsdann während des ganzen Lebens aus nur zwei Abteilungen zusammen (*Monotremen*, viele *Insectivoren*, *Edentaten* usw.). Meistens aber geht eine kürzere oder längere dritte Abteilung daraus hervor, daß die Knochen der Umgebung (Proc. mastoideus, Proc. posttympanicus, Bulla) nach unten vorwachsen und dabei Zungenbeinbogen und Facialis, entweder beide zusammen oder jeden für sich, eine Strecke weit einschließen. Die (von Vrolik für einige Säugetiere beschriebene) Bildungsweise dieser letzteren, gewöhnlich mehr oder wenig nach unten gerichtete Abteilung des Facialiskanals ist demnach eine ganz andre als diejenige des zweiten Teils. Aus dieser Bildungsweise geht hervor, daß die Öffnung am Ende des Kanals, das definitive For. stylomastoideum (For. faciale Denker), durch welche jetzt der Facialis den Schädel verläßt, bei den verschiedenen Säugetieren

[1] Bei einer neugeborenen *Tupaja* finde ich den Sulcus fast zu einem vollständigen Knorpelkanal geschlossen (Fig. 1, S. 328). Beim Schweine soll der Kanal nach Vrolik ganz geschlossen sein; dies scheint mir aber nicht wahrscheinlich, weil bei diesem Tiere der spätere knöcherne Kanal nie vollständig ist.

sich verschieden verhält: meistens liegt sie zwischen Tympanicum, Mastoid und Hyoidbogen (Tympanohyale), andernfalls beteiligt sich auch das Squamosum an der Begrenzung oder ist der Zungenbeinbogen von ihr ausgeschlossen.

Nach dem Austritt aus dem For. stylomastoideum primitivum gibt der Facialis seinen zweiten Hauptast, die Chorda tympani, ab (Fig. 5). Dieselbe biegt sofort lateral vom Hyoidbogen oralwärts um und tritt aufs neue zwischen letzterem und Tympanicum in die Paukenhöhle hinein. Es bildet daher der Facialis mit der Chorda eine Schlinge um den Hyodbogen herum, auf welche Tatsache namentlich GAUPP (1899, S. 1130) hingewiesen hat, weil sie für die Vergleichung mit niederen Vertebraten wichtig ist. Es ist mir nur eine Ausnahme bekannt, welche aber wahrscheinlich durch sekundäre Umlagerung zu erklären ist (*Manis*: s. im Systematischen Teile). Innerhalb der Paukenhöhle geht die Chorda im Rande einer Schleimhautfalte der oberen Wand (s. S. 330), aber ventral von der Gehörknöchelchenkette, nach vorn und verläßt die Höhle durch die Fissura Glaseri, um sich mit dem Trigeminus zu vereinigen.

So lange ectodermaler und entodermaler Teil der ersten Kiemenspalte einander noch berühren, läuft die Chorda tympani nach unten (caudal) von dieser Spalte: sie ist daher ein Ramus posttrematicus (DRÜNER). Daß sie später nach oben (oral) von der Paukenhöhle läuft, wird dadurch bewirkt, daß das Trommelfell (d. h. die Pars (tensa) mit der ursprünglichen Schlußplatte nichts zu schaffen hat, sondern aus einem weiter unten gelegenen Teile der Paukenhöhlenwand hervorgeht.

Die übrigen Nerven der Paukenhöhle sind bloß kleinere Äste, welche die Wand nicht beeinflussen.

Aus der Umgebung soll noch das For. ovale für den dritten Trigeminusast genannt werden; es durchbohrt das Alisphenoid, oder ist nicht vom For. lacerum ant. getrennt.

Systematischer Teil[1].

I. Monotremata.

Echidnidae.

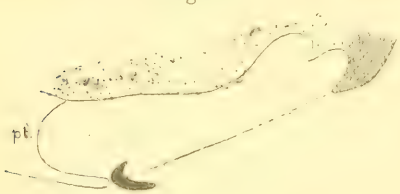
Wand der Paukenhöhle.

Den Beschreibungen Eschweilers (1899[a, b]), Denkers (1901) und v. Bemmelens (1901) habe ich wenig hinzuzufügen; ich kann mich daher der Hauptsache nach auf eine Übersicht der Literatur beschränken.

Die Paukenhöhle von *Echidna* (Fig. 10) stellt einen abgeflachten, horizontalen Raum dar, welcher oben geschlossen wird vom Petrosum mit seinem infolge der geringen Entwicklung der Cochlea sehr undeutlichen Promontorium, unten vom Paukenfell.

Das Tympanicum ist bloß ein schmaler, nicht ganz geschlossener Ring, welcher fast horizontal gelegen ist, der innere Rand nur etwas niedriger als die Spitzen der beiden Schenkel. Es ist nur durch Bindegewebe am Schädel befestigt. Einen knöchernen äußeren Gehörgang bildet das Tympanicum nicht. Auch eine Superficies meatus des Squamosum fehlt ganz: der knorplige äußere Gehörgang ist mit dem Schädel nur lose vereinigt (Ruge). Ebensowenig beteiligt sich das Tympanicum durch Verbreiterung an der Paukenhöhlenwand.

Fig. 10.



Echidna, Frontalschnitt. *pt.* Pterygoid.

Längs der ventralen hier inneren Wand der Paukenhöhle wird das Tympanicum vom Petrosum getrennt durch das Pterygoid. Dieser Knochen ragt, wie v. Bemmelen (l. c., S. 761) es beschreibt, mit

[1] In der Systematik und Nomenklatur der größeren Abteilungen folgte ich der Hauptsache nach M. Webers »Säugetieren«; für die Artnamen habe ich mich, wenn möglich, an den »Catalogus Mammalium« von Trouessart gehalten.

Die Abbildungen (Fig. 10 usw.), welche Schnitte durch den Schädel darstellen, sind alle nach unbeschädigten Schädeln gezeichnet und demnach etwas schematisiert. In diesen Figuren ist das Petrosum getüpfelt, das Squamosum kreuzweise gestrichelt, das Tympanicum schwarz, das Entotympanicum einfach gestrichelt, die Pars tensa des Trommelfells durch eine gerade Linie, die Pars flaccida und sonstige Membrane durch Tüpfellinien bezeichnet.

dem größten Teile seiner Peripherie unter den benachbarten Knochen hervor, am stärksten mit seinem posterolateralen Rande, welcher ans Petrosum stößt. Dieser stark verdickte Rand des Pterygoid bildet daher die innere Wand der Paukenhöhle und ist überdies tief ausgehöhlt, wodurch eine (schon von Köstlin genannte) Ausbuchtung der Paukenhöhle gebildet wird (der »Recessus medialis cavi tympani« v. Bemmelens). Die Teilnahme der Pterygoidea an der Begrenzung der Paukenhöhle wurde schon von Cuvier beobachtet.

Auch der hintere Rand des Pterygoid ist ziemlich stark umgekrempelt und begrenzt mit einem dicht dahinter gelegenen transversalen Knochenwall des Petrosums eine sehr tiefe Furche, die in die Paukenhöhle führt« (v. Bemmelen). Diese Grube läuft fast genau transversal. Der Knochenwall des Petrosums wird lateralwärts fortgesetzt und bildet hier die niedrige hintere Wand der Paukenhöhle

Hinter dieser Knochenleiste ist auf der ventralen Fläche des Schädels noch ein ansehnlicher Teil des Petrosum sichtbar, welchen man auf Grund seiner Lage (er grenzt an das Basioccipitale und liegt medial vom For. jugulare) als noch zur Pars petrosa gehörig betrachten muß. Nur deren oraler Teil beteiligt sich deshalb an der Paukenhöhlenwand.

Das Alisphenoid begrenzt die Paukenhöhle nicht.

Die äußere hintere (dorso-caudale) Ecke der medialen Wand der Paukenhöhle ist etwas vertieft und bildet eine Abteilung dieser Höhle, welche nicht nur den Hammer (außer dem Manubrium) und Amboß, sondern auch den Steigbügel nebst Fen. vestibuli und cochleae in sich aufnimmt. Sie ist daher nicht, wie es Eschweiler (1899*) und Denker (1901) tun, dem Rec. epitympanicus der übrigen Säugetiere gleichzusetzen, welcher ja von den Gehörknöchelchen niemals mehr als einen Teil von Malleus und Incus enthält. Sie ist aber, wie es auch diese beiden Autoren beschreiben, aus zwei Abteilungen zusammengesetzt, von welchen die eine vorn und außen die andre mehr nach hinten und innen gelegen ist; der Außenrand der Facialisgrube, die Crista facialis, trennt sie. Nur die mehr nach außen gelegene entspricht ganz dem Rec. epitympanicus der höheren Säugetiere; v. Bemmelen bezeichnet daher richtig nur diese Abteilung als »Recessus epitympanicus«. Ein Teil ihrer oberen und ihrer lateralen Wand wird vom Squamosum gebildet, welcher auch weiter nach vorn längs dem inneren Rande der Gelenkfläche für den Unterkiefer etwas unter dem Petrosum vorspringt und sich dadurch an der Begrenzung der Paukenhöhle selbst beteiligt. Einen großen

Teil der lateralen Wand des Rec. epitympanicus bildet ferner die Pars flaccida (Eschweiler 1899[a]).

Das Ostium tymp. tubae befindet sich in der hinteren inneren Ecke der Paukenhöhle (Eschweiler). Die Tuba selbst geht nicht, wie man vielleicht mit Cuvier und Owen (1839/47) vermuten würde, durch die zwischen dem Pterygoid und dem Knochenwall des Petrosum befindliche Grube (durch dieselbe erreichen nach Denker Blutgefäße und Nerven der Basis cranii die Paukenhöhle), sondern außerhalb ihr, wenn auch in ihrer Nähe (Eschweiler).

Blutgefäße.

Die Carotis bleibt ganz außerhalb der Paukenhöhle (Hyrtl 1853). Der primäre Carotiskanal durchbohrt das Sphenoid. Es fängt an mit einem For. caroticum, welches zwar in normaler Weise am äußeren Ende der Naht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid gelegen ist, von der Paukenhöhle aber getrennt ist durch das zwischen beiden eingeschobene Pterygoid. Ein Canalis caroticus innerhalb der Paukenhöhle (Sixta) existiert demnach nicht.

Dem erwachsenen Tiere fehlt eine Art. stapedia (Tandler). Der Kanal, welcher ursprünglich den Ramus superior zur Schädelhöhle geführt haben muß, bleibt jedoch bestehen und fängt nach Denker (1901) an mit einer Öffnung, etwas vor der Fen. vestibuli, in der Nähe der Apertura tymp. can. facialis; der Kanal durchbohrt demnach das Petrosum. Beim erwachsenen Tiere gestattet er nur der Vena capitis lateralis den Durchtritt; diese Vene erhält sich nämlich bei den *Monotremen* während des ganzen Lebens und verläßt mit dem Facialis die Paukenhöhle, um sich mit der V. jugularis int. zu vereinigen (Hochstetter).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Nachdem der Facialis aus der an der gewöhnlichen Stelle gelegenen Apertura tympanica seines Kanals herausgetreten ist, läuft er weiterhin unbedeckt durch die Paukenhöhle bis zum For. stylomastoideum. Erst hier ist er wiederum ringsum durch Knochen umgeben. Die Ursache hiervon ist eine dünne und kurze, wagerechte Knochenbrücke, welche an den beiden Spitzen mit dem Mastoid vereinigt ist und mit diesem das For. stylomastoideum bildet.

Aus Ruges Darstellung (1897) geht hervor, daß das (knorplige) craniale Ende des vorderen Zungenbeinhornes sich in zwei Aste spaltet, von welchen der eine mit dem knorpligen äußeren Gehör-

gange in Verbindung steht (s. S. 311), während der andre sich in der Nähe des inneren Endes der beschriebenen Knochenbrücke dem Petrosum anfügt. All dieses spricht dafür, daß diese Brücke als ein Tympanohyale zu betrachten sei, dessen beide Enden mit dem Petrosum verwachsen sind[1]. Das Hyoid ist also opisthotrematisch.

Ornithorhynchidae.

Wand der Paukenhöhle.

Wie namentlich Eschweiler (1899[a]) dargelegt hat, zeigt der tubo-tympanale Raum von *Ornithorhynchus* (Fig. 11) einen sehr primitiven Bau, besonders dadurch, daß keine Tuba auditiva zu unterscheiden ist. Der Raum besteht aus einem lateralwärts durch die Pars tensa des Paukenfells geschlossenen Recessus der Rachenhöhle (Rec. tympanicus pharyngis Eschweiler) und aus einer von Eschweiler »Atticus tympanicus« genannten Abteilung, welche die Gehörknöchelchen (außer Manubrium mallei) enthält. Die erstgenannte Abteilung ist der Tube nebst einem Teile der Paukenhöhle der höheren Säugetiere äquivalent, die zweite stimmt mit der übrigen Paukenhöhle überein (s. S. 331). Nur die letztere Abteilung liegt dem Schädel an, die erstere ist durch Bindegewebe und Muskeln von ihm getrennt.

Fig. 11.

Ornithorhynchus, Frontalschnitt. *att.* Atticus tympanicus; *r.t.p.* Recessus tympanicus pharyngis.

Das Tympanicum liegt wie bei *Echidna* fast wagerecht und hat auch hier die Form eines schmalen Hufeisens, welches weder Bulla noch äußeren Gehörgang bildet oder bilden hilft und nicht mit dem Schädel verwachsen ist. Eine Superficies meatus fehlt wie bei *Echidna* und ebensowenig wie bei diesem Tiere steht der knorplige Gehörgang in engerer Verbindung mit dem Schädel.

Die obere Wand der Paukenhöhle wird, falls der Verlauf der Nähte sich verhält wie v. Bemmelen (1901) vermutet, ganz vom Petrosum gebildet. Andre Knochen nehmen an der Begrenzung der Paukenhöhle keinen Teil.

Aus Eschweilers Abbildungen geht ferner hervor, daß auch vom Petrosum nur ein kleiner Teil der unteren Fläche den sogenannten »Atticus« begrenzt (Fig. 11). Wie bei *Echidna* bildet dieser Teil

[1] Daß sie nichts zu schaffen hat mit dem Quadratum, wofür Sixta sie hält, hat schon v. Bemmelen (1900) gezeigt.

eine schwache Einbuchtung, welche nach Denker 1901 hinten auch noch durch ein feines Knochenplättchen vom übrigen Petrosum abgetrennt ist. Die Einbuchtung besteht jedoch nur aus einer einzigen Abteilung, welche der hinteren der beiden bei *Echidna* vorhandenen gleichzusetzen ist: ein Rec. epitympanicus ist daher, wie auch v. Bemmelen 1901, S. 767, bemerkt, am Schädel nicht zu unterscheiden. Die hohe Knochenleiste, welche den »Atticus« nach außen abschließt, stimmt mit der Crista facialis überein; lateral von ihr ist eine Konkavität, welche etwa mit einem Rec. epitympanicus zu vergleichen wäre, nicht vorhanden. Das Sqamosum ist demnach von der Paukenhöhle vollständig ausgeschlossen.

Nach unten (lateralwärts) wird der Atticus durch die Pars flaccida begrenzt.

Blutgefäße.

Wie bei *Echidna* bleibt die Carotis außerhalb der Paukenhöhle (Hyrtl 1853; Tandler 1899) und tritt durch ein selbständiges For. caroticum in den Schädel hinein.

Dagegen weicht *Ornithorhynchus* von *Echidna* ab durch das Bestehenbleiben der von Hyrtl entdeckten Art. stapedia. Ihren Lauf beschreibt Tandler in der folgenden Weise. Sie ist viel dicker als die Carotis int. selbst, kommt nach innen ventral) vom Facialis in die Paukenhöhle und läuft ferner oben längs dem (nicht durchbohrten) Steigbügel. Dann geht sie oralwärts weiter und verläßt als Ramus inferior die Paukenhöhle durch die Spalte zwischen Tympanicum und Petrosum. Außerdem bleibt auch der Ramus superior enthalten; er ist nur ein kleines Gefäß, welches wahrscheinlich zusammen mit der von Hochstetter nachgewiesenen V. capitis lateralis die Paukenhöhle verläßt: es geschieht dies durch einen Kanal, welcher anfängt mit einer Öffnung an derselben Stelle wie die analoge Öffnung bei *Echidna*, also nahe der Apertura tymp. can. facialis (Tandler, s. Denker 1901, S. 653).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis geht von der an derselben Stelle wie bei *Echidna* befindlichen Apertura tympanica ab in einem Halbkanale durch die Paukenhöhle zum For. stylomastoideum (Denker 1901).

Dieses Foramen wird nur unvollständig durch das Petrosum eingeschlossen. Hieran beteiligt sich ein kleiner Fortsatz, welchen Denker in dieser Weise beschreibt: »Gegenüber der Stelle, an

welcher sich von der medialen Paukenhöhlenwand das oben erwähnte feine Knochenplättchen [s. oben S. 391] lateralwärts vorstreckt, entsendet das Mastoideum von seinem unteren Rand einen kurzen, kräftigen Fortsatz nach innen und unten, der sich jenem Knochenplättchen fast bis zur Berührung nähert, so daß in dieser Gegend der Recessus epitympanicus bis auf einen kleinen Spalt knöchern abgeschlossen ist. Da an diesem Fortsatz der obere Teil des Hyoidbogens inserirt, ist derselbe von Van Bemmelen als Processus hyoideus bezeichnet worden.«

Der hier beschriebene Fortsatz ist sehr wahrscheinlich ein Tympanohyale: er gleicht in Vorkommen und Lage genau dem Tympanohyale der *Insectivoren* und von *Orycteropus*. Von dem Tympanohyale von *Echidna* unterscheidet er sich nur durch seine freie Spitze.

Zusammenfassung.

Van Bemmelen (1901) sagt am Ende seiner Beschreibung des Schädelbaues der *Monotremen*: »Das Hauptergebnis, zu dem mich die Untersuchung der verschiedenen das Monotremen-Cranium aufbauenden Bestandtheile geführt hat, läßt sich in wenigen Worten aussprechen: ihr Schädel ist typisch säugethierartig. Zwar kommen daran viele bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten vor, aber dieselben sind entweder isolirt dastehende Abweichungen vom gewöhnlichen Säugethiertypus, oder Anpassungen an spezielle Lebensumstände, oder endlich bis ins erwachsene Alter sich erhaltende embryonale Zustände.«

Dieser Satz gilt der Hauptsache nach auch mehr im besonderen für die Paukenhöhlenwand. Der Bau der Tympanalgegend ist in mancher Hinsicht für ein Säugetier sehr primitiv und v. Bemmelen betrachtet ihn richtig als zu seiner letzten Kategorie (die persistirenden embryonalen Zustände) gehörig. An erster Stelle ergibt sich die Richtigkeit dieser Meinung aus der Tatsache, daß das Tympanicum die ursprüngliche Hufeisenform ohne irgend eine Verbreiterung beibehält. Doch ist seine Lage schon von der Erweiterung des Schädelvolumens beeinflußt worden. Indem ferner die in entgegengesetzter Richtung wirkenden Einflüsse, nämlich die Anschwellung des der rudimentären Cochlea zufolge erst kaum angedeuteten Promontorium und die Entwicklung der Bulla, noch nicht kompensierend wirken, liegt das Tympanicum und daher auch das Paukenfell fast horizontal.

Auch die mediale Wand der Paukenhöhle hat eine ungefähr wagerechte Lage. Im Gegensatz zu den meisten niederen viviparen Säugetieren (*Marsupialia*, *Insectivora*) beteiligt sich das Alisphenoid gar nicht an derselben; vielleicht mag dies primitiv sein; ich bin aber wohl geneigt es zu den »isolirt dastehenden Abweichungen« v. Bemmelens zu rechnen.

Bei *Ornithorhynchus* wird die mediale Wand ausschließlich vom Petrosum dargestellt und da ferner eine knöcherne Wand ihm ganz fehlt, steht dieses Tier ohne Zweifel auf einer niederen Entwicklungsstufe als *Echidna* und zeigt daher nicht nur in den Eigenschaften der Paukenhöhle selbst, sondern auch in denjenigen ihrer Wand den ursprünglichsten Zustand aller Säugetiere. Das Fehlen eines Rec. epitympanicus beim *Ornithorhynchus*-Schädel muß sogar als eine Reminiscenz an niederen Vertebraten betrachtet werden.

Bei *Echidna* ist der Zustand abgeändert, aber in einer selbständigen, von den übrigen Säugetieren verschiedenen Weise. Als »Anpassung an spezielle Lebensumstände« betrachtet v. Bemmelen die Verlängerung des Gaumens der *Monotremen*. Bei *Echidna* übt diese Verlängerung Einfluß aus auf die Paukenhöhlenwand, indem sie erstens das Pterygoid unter deren Bereich bringt und zweitens die Tuba auditiva nach hinten verschiebt. Das Pterygoid stellt daher als seltene Ausnahme unter den Säugetieren einen Teil der Paukenhöhlenwand dar und zwar oral von der Tuba. Es nimmt demnach in bezug auf die Paukenhöhle etwa die Stelle ein des Alisphenoid bei den *Marsupialiern* und bildet sogar demselben analog durch Aushöhlung eine kleine Nebenhöhle. Weil die Fläche des Pterygoid, welche die Paukenhöhle begrenzt, sonst nichts ist als die Seitenwand des Knochens und dieser keinen Fortsatz bildet, ist dieser Zustand noch nicht als der Anfang der Bildung einer Bulla ossea zu betrachten.

Als erster Anfang einer ventralen Wand bleibt demnach nur die transversale Leiste des Petrosum; dieselbe stimmt, wenngleich sie die Paukenhöhle nur hinten begrenzt, in der Lage überein mit der Lamelle des Petrosum, welche bei *Marsupialiern* und *Insectivoren* sich an der Wand der Paukenhöhle beteiligt; ihr abweichender Stand ist durch die Verschiebung der Tuba in caudaler Richtung zu erklären.

Die genannten Knochen schließen bei *Echidna* zusammen mit dem Trommelfelle die Paukenhöhle vollständig ein. Bei *Ornithorhynchus* hingegen bleibt dieselbe größtenteils unabhängig vom Schädel,

ebenso wie bei beiden Genera der äußere Gehörgang. Eine selbständige Verknöcherung der Wand, ein Entotympanicum, fehlt. Eschweiler (1899[3]) schreibt in seiner Darstellung der Paukenhöhle von *Echidna*: »Zwischen dem beschriebenen drüsenhaltigen Bindegewebszug, welcher die Tube begleitet, und der Schädelbasis liegt ein schmaler Knorpelstreifen, der, wenn man ihn auf die Tube beziehen könnte, ihrer oberen Wand angehören würde. Er ist jedoch offenbar nicht als Tubenbestandtheil aufzufassen, weil einmal seine Entfernung vom Tubenlumen beträchtlich ist und zweitens, weil er nur eine beschränkte Ausdehnung besitzt und nicht mit dem nachher zu beschreibenden wahren Tubenknorpel in Verbindung steht« (S. 576). Ob dieses Knorpelchen vielleicht dem Knorpel des Entotympanicum andrer Säugetiere homolog sei, ist aus dieser Beschreibung nicht zu sehen.

Primitive Merkmale zeigen auch die Blutgefäße der Paukenhöhle durch die Persistenz der Art. stapedia bei *Ornithorhynchus*, namentlich aber dadurch, daß die V. capitis lateralis bei beiden Genera bestehen bleibt. In dieser letzteren Hinsicht scheint selbst noch ein reptilienartiger Zustand zu herrschen.

Hingegen kennzeichnet der Besitz eines Tympanohyale die *Monotremen* wieder deutlich als Säugetiere; es zeigt Analogie mit niederen Placentalia (*Insectivoren*, *Manis*, *Orycteropus*).

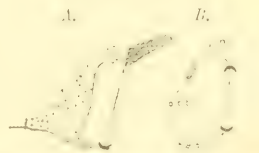
II. Marsupialia.

Didelphyidae.

Wand der Paukenhöhle.

Chironectes und *Didelphys* zeigen unter sich keine Unterschiede (Fig. 12). Das Tympanicum beider ist bleibend schmal, hufeisenförmig und ganz frei vom Schädel. Es beteiligt sich nicht im geringsten an der Bildung der Bulla. Doch liegt es nicht länger horizontal wie bei den *Monotremen*, sondern weicht nur wenig vom vertikalen Stande ab und läßt einen ziemlich ansehnlichen Raum zwischen seinem Rande und der Schädelbasis offen. An dem Verschluß dieses Raumes und damit an der Bildung der Wand der Paukenhöhle beteiligen sich zwei Knochen:

Fig. 12.



Didelphys. *A*. Frontal-, *B*. Horizontalschnitt. *a.s.* Alisphenoid; *m.* Mastoid; *o.t.t.* Ost. tymp. tubae.

1) Die vordere Wand, lateral von der Tuba, wird gebildet von einem nach unten gerichteten Fortsatze, einem Proc. tympanicus, des Alisphenoid. Die vordere Fläche dieses Fortsatzes ist konvex, die der Paukenhöhle zugewandte hintere Fläche tief ausgehöhlt; es entsteht so die sogenannte Bulla alisphenoidea, welche eine kleine Nebenhöhle der Paukenhöhle enthält. Der obere Rand des Fortsatzes legt sich dem Tegmen tympani an, der äußere Rand dem Tympanicum, während der innere Rand das Ost. tymp. tubae bilden hilft.

2) Einen Teil der unteren Wand bildet ein kleiner Fortsatz des Petrosum. Er springt von dem unteren Rande des Petrosum horizontal nach außen vor und seine Spitze erreicht bisweilen den Annulus, bisweilen auch nicht. Auch Hyrtl (1845) und Winge (1893) erwähnen diesen Fortsatz. Meistens ist derselbe sehr klein (namentlich bei *Didelphys marsupialis*, so daß hinter ihm, sowie zwischen ihm und dem Proc. tympanicus des Alisphenoid ein Teil der unteren Paukenhöhlenwand offen bleibt. Bei einem Schädel von *D. lanigera* Desm. aber fand ich diesen Raum fast vollständig durch den genannten Fortsatz geschlossen: derselbe reichte vorn bis zum Alisphenoidfortsatze, hinten bis zum Mastoid, so daß die untere Paukenhöhlenwand hier fast ganz knöchern ist; dieses Merkmal scheint für diese Art konstant zu sein, denn auch Winge (1893, S. 35) nennt bei ihr den Fortsatz größer als bei andern Arten.

Die hintere Wand der Paukenhöhle wird im macerierten Schädel ausschließlich vom Mastoid gebildet.

Die Tuba auditiva verläßt die Paukenhöhle medial vom Alisphenoidfortsatze. Ihr Verlauf wird manchmal durch eine Grube kennbar gemacht.

Falls bei den *Didelphyidae* ein Entotympanicum vorhanden ist, muß man es im Fortsatze des Petrosum suchen, und daß dieser wirklich ein Entotympanicum vorstellt, ist in bezug auf das bei *Perameles* Gefundene (s. weiter unten) nicht unwahrscheinlich. Die Entwicklung des Fortsatzes ist aber nicht bekannt. Der Proc. tympanicus des Alisphenoid kommt, weil lateral von der Tuba liegend, nicht in Betracht, wenngleich er vielleicht eine knorplige Anlage besitzt: Parker (1885, S. 76) erwähnt nämlich bei *Didelphys*-Embryonen einen Knorpelfortsatz, womit er den Alisphenoidfortsatz meint. Da ich jedoch bei einem Beuteljungen von *D. philander* L. auf Serienschnitten noch keine Spur des Fortsatzes antreffe, obwohl das Alisphenoid schon verknöchert ist, scheint mir die Angabe Parkers nicht sehr glaubwürdig.

Knöcherner äußerer Gehörgang und epitympanale Nebenhöhle fehlen ganz.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das rudimentäre vordere Zungenbeinhorn ist nach CUVIER (1845/46, IV 1, S. 471) durch ein Band verbunden mit dem Schädel hinter der Apophyse mastoide (= Proc. paroccipitalis?); er erwähnt hierbei ausdrücklich, daß MECKEL diese Verbindung fälschlich leugnet. Bei *Didelphys marsupialis* gelang es mir aber nicht dieses Ligament aufzufinden; auch COUES 1872 nennt es nicht. Ein knöchernes Tympanohyale ist jedenfalls nicht vorhanden.

Der Facialis verläßt den Schädel wie gewöhnlich durch die Apertura tympanica und verläuft nachher vor dem Mastoid ventralwärts. Das For. stylomastoideum ist nicht vollständig von Knochen umrahmt infolge des Fehlens eines Tympanohyale und der schwachen Entwicklung der knöchernen Paukenhöhlenwand.

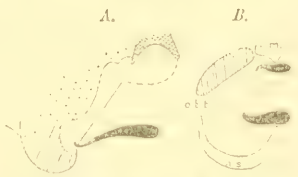
Peramelidae.

Wand der Paukenhöhle.

Auch in dieser Familie verbreitert das Tympanicum sich nicht nach innen zu zur Begrenzung der Paukenhöhle: die ventrale Wand bilden ausschließlich Alisphenoid und Petrosum, gleichwie dies bei *Didelphys* stattfindet (Fig. 13).

Der Proc. tympanicus des Alisphenoid ist in der Regel viel stärker als bei *Didelphys*. Er ist viel tiefer ausgehöhlt, reicht mit seinem unteren Rande weiter nach hinten und dehnt sich auswärts vorn und unten längs dem Tympanicum aus.

Fig. 13.



Peragale, *A.* Frontal-, *B.* Horizontalschnitt. *a.s.* Alisphenoid; *m.* Mastoid; *o.t.t.* Ost. tymp. tubae.

Es gibt jedoch große Unterschiede bei den einzelnen Arten. Wie aus den Angaben von O. THOMAS (1888) hervorgeht, besitzen die Arten des Genus *Peragale* (*Thylacomys*) eine große, birnenförmige Bulla alisphenoidea und es stimmen *Perameles obesula*, *macrura* und *moresbyensis* hierin mit *Peragale* überein und unterscheiden sich von den übrigen *Perameles*-Arten und von *Choeropus*, welche eine kleinere Bulla haben. Bei *Perameles doreyana* ist der Fortsatz nicht größer als bei *Didelphys*.

Auch der Proc. tympanicus des Petrosum ist meistens größer als bei den *Didelphyidae* und hat die Form einer vertikalen, konkaven Lamelle, welche sich in einer Richtung von hinten außen nach

vorn innen von der Pars petrosa erhebt. Thomas nennt diesen Fortsatz »Mastoidteil« der Bulla; er ist jedoch in Gegensatz zu den *Dasyuridae* nicht mit dem Mastoid verwachsen, wenngleich manchmal mit ihm in Berührung. Owen (1841) beschreibt ihn bei *Peragale lagotis* als eine zweite, kleinere Bulla hinter der Bulla alisphenoidea. In der Tat ist er bei *Peragale* angeschwollen, bei *Perameles* nicht (Thomas) und bei *P. doreyana* fehlt er sogar. Weil er aber doch auch bei *Perameles* meistens vorhanden ist, kann man kaum, mit Thomas, als Genus-Unterschied für *Perameles* eine »einfache« und für *Peragale* eine »doppelte Bulla« angeben. Auch die Bulla von *Choeropus* wird von Thomas einfach genannt und stimmt also wahrscheinlich mit *Perameles* überein.

Der Proc. tympanicus des Petrosum erreicht lateralwärts den unteren Rand des Tympanicum nach hinten von der Bulla alisphenoidea. Von dieser letzteren ist er aber gewöhnlich zum größten Teile durch eine Spalte getrennt, so daß die untere Wand der Paukenhöhle unvollständig ist. Namentlich bei vielen *Perameles*-Arten mit kleiner Bulla alisphenoidea (*P. doreyana*, *cockerelli*, *raffrayana* usw.) soll dies nach Thomas in hohem Grade der Fall sein, während bei großer Bulla die Spalte mit Ausnahme eines kleinen Ost. tubae ganz geschlossen sein kann (*Peragale lagotis*, *Perameles obesula*). Im ersteren Falle ist dieses Ostium nicht scharf umgrenzt.

Daß der Fortsatz des Petrosum als ein Entotympanicum zu betrachten sei, wird durch eine Beobachtung Hyrtls (1850) wahrscheinlich gemacht. Dieser fand nämlich bei einer jungen *Perameles nasuta* eine »kennbare Trennungsspur« zwischen dem Petrosum und der Knochenlamelle, welche »die kleine, hinter der eigentlichen Bulla gelegene, accessorische Paukenblase bildet« und mit welcher er natürlich nichts andres als den Proc. tympanicus des Petrosum meinen kann. Auch die Lage in Bezug auf das Petrosum und die Tuba auditiva ist für ein Os bullae die normale, während es durch die Bulla alisphenoidea teilweise vom Tympanicum getrennt ist.

Äußerer Gehörgang.

Ein Fortschritt den *Didelphyidae* gegenüber ist ein vom (nicht mit dem Schädel verwachsenen) Tympanicum gebildeter äußerer Gehörgang, welchem aber bloß eine, distalwärts sehr dicke, vordere und untere Wand zukommt (Fig. 13). Er ist nicht lang und infolge der geneigten Lage des Paukenfells am kürzesten im oberen und im hinteren Teile seiner Wand. Sein Lumen ist weit, aber nach

außen etwas verengert, so daß das Ganze einen undeutlichen Recessus meatus darstellt. Bei *Peragale* ist der Gehörgang länger als bei *Perameles*. Auffallend ist, daß das Tympanicum fast nicht aus der Bulla alisphenoidea herausragt, sondern größtenteils von ihr umgeben wird; nur sein äußerer Rand und der hintere Teil seiner unteren Fläche bleibt unbedeckt.

Epitympanale Nebenhöhle.

Neben der Höhlung der Bulla trägt auch eine Konkavität im Tegmen tympani, vor dem Rec. epitympanicus, zur Vergrößerung der Paukenhöhle bei. Ob es eine wirkliche Nebenhöhle ist oder nur, wie ich vermute, eine (namentlich bei *Peragale lagotis*) besonders stark ausgebildete Fossa muscularis major, kann ich, weil mir nur Schädel vorlagen, nicht angeben.

Dem lateralen Rande des Tegmen tympani schließt sich eine horizontale, zwischen den Proc. postglenoideus und posttympanicus befindliche Fläche des Squamosum an. In deren vorderem Teile liegt das For. postglenoideum; die hintere Partie, d. h. jener Teil, welcher nach außen von der Gehöröffnung sich befindet (die Superficies meatus) ist konkav (Fig. 13). Am inneren Rande dieser Aushöhlung, an welcher auch der Proc. posttympanicus zum Teil mitbeteiligt ist, soll sich nach Owens Darstellung (1841, S. 383) das Paukenfell festheften. Die Konkavität liegt also ganz nach außen von der Ebene des Paukenfelles, aber es scheint mir nicht zweifelhaft, daß sie, wie bei *Phascolomys* und *Macropus*, mit der Paukenhöhle durch die auch hier vorhandene tiefe Incisura tympanica kommuniziert.

Auch diese Nebenhöhle finde ich wieder bei *Perameles gunni* viel weniger deutlich ausgesprochen als bei *P. obesula* und *Peragale lagotis*; diese besitzen daher eine in jeder Hinsicht geräumigere Paukenhöhle. Bei *Perameles doreyana* fehlt der Sinus epitympanicus ganz: diese Art stimmt daher in bezug auf die Paukenhöhle in jeder Hinsicht mit *Didelphys* überein.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Ein Tympanohyale fehlt und nach Eckhard (1847) auch jeder Zusammenhang des vorderen Zungenbeinhornes mit dem Schädel. Ein Foramen stylomastoideum ist nicht deutlich abgegrenzt.

Dasyuridae.

Wand der Paukenhöhle.

Wie bei den beiden vorhergehenden Familien beteiligt sich das Tympanicum nicht an der Paukenhöhlenwand. Nur bei *Thylacynus* besitzt es am unteren Rande einen nach innen gerichteten kleinen Fortsatz, welcher ein Stückchen der unteren Wand jener Höhle, hinter der Bulla alisphenoidea, darstellt.

Diese Bulla ist wohl ausgebildet, meistens stark, bei *Thylacynus* aber nur wenig, hervorragend. Namentlich bei *Antechinomys* und bei einigen *Phascologale*-Arten (*P. penicillata*, *calura*) ist sie sehr groß (Thomas, 1888).

Nach hinten vom Proc. tympanicus des Alisphenoid bildet bei allen *Dasyuridae* mit Ausnahme von *Thylacynus* wiederum eine konkave Lamelle des Petrosum die untere Wand der Paukenhöhle (Thomas' »Mastoidteil« der Bulla). Ich finde sie bei *Sarcophilus*, *Dasyurus*, *Phascologale*, *Myrmecobius*, Thomas erwähnt sie auch für *Sminthopsis* und *Antechinomys*. Auch Hyrtl (1850, S. 33) vergleicht diesen Fortsatz schon mit demjenigen von *Perameles*. Im Gegensatz zu diesem ist er aber am hinteren äußeren Rande mit dem Mastoid verwachsen; Cuvier ist hierdurch irregeführt, wenn er sagt, daß das Mastoid an der Schädelbasis zwischen Bulla und Basioccipitale sichtbar sei. Ferner ist die Lamelle bei den *Dasyuridae* dünner, mehr blattförmig, als bei den *Peramelidae* und dadurch besser gegenüber dem Petrosum abzugrenzen. Sie legt sich zwischen Tympanicum und Orificium tubae überall dem Proc. tympanicus des Alisphenoid an, so daß die Paukenhöhle vollständig geschlossen ist. Bei *Antechinomys* und *Phascologale calura* ist nebst der Bulla alisphenoidea auch der Proc. tympanicus des Petrosum aufgebläht (Thomas).

Bei *Thylacynus* besitzt das Petrosum zwar eine gleichartige Lamelle, aber sie ist nur äußerst niedrig und nicht mit dem Mastoid vereinigt; auch erreicht sie die Bulla alisphenoidea nicht, und es bleibt zwischen beiden ein offener Raum, welcher teilweise durch den obengenannten Fortsatz des Tympanicum geschlossen wird.

Das Ost. tymp. tubae liegt zwischen dem Petrosum mit dessen Fortsatz und der Bulla alisphenoidea.

Bei Vergleichung mit *Perameles* erscheint es wahrscheinlich, daß auch in dieser Familie der Proc. tympanicus des Petrosum selbständig entsteht. Owen (1841) bildet auf Taf. 70, Fig. 4 und 5, Schädel von *Dasyurus macrourus* (= *maculatus* Kerr) und *Sarcophilus*

ursinus ab, bei welchen er wenigstens vom Mastoid durch eine Naht getrennt zu sein scheint.

Äußerer Gehörgang.

Das Tympanicum mit dem äußeren Gehörgange unterscheidet sich von demjenigen der *Peramelidae* bloß in dem Punkte, daß es ein wenig mehr, bei *Thylacynus* sogar eine ganze Strecke weit, aus der Bulla hervorragt. Bei *Thylacynus* ist denn auch der Gehörgang länger als bei *Dasyurus* und *Sarcophilus*, bleibt jedoch kürzer als es bei den *Diprotodontia* die Regel ist.

In Abweichung von der Angabe Hyrtls (1850), nach welcher die fleischfressenden Beuteltiere sich durch einen engeren Gehörgang und durch dessen Richtung nach vorn und außen unterscheiden von den pflanzenfressenden, welchen ein weiter und kurzer Gehörgang zukomme, finde ich den knöchernen Gehörgang bei den *Dasyuridae* ebenso wie bei den *Peramelidae*, eher weiter als enger als bei den *Diprotodonten* und fast genau transversal verlaufend.

Epitympanale Nebenhöhle.

Dieselbe Konkavität im Squamosum wie bei den *Peramelidae* ist auch hier vorhanden; bei *Sarcophilus* ist sie sogar sehr tief.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Ein Tympanohyale fehlt, wie gewöhnlich bei den *Marsupialia*. Bei *Dasyurus viverrinus* finde ich auch keine ligamentöse Verbindung zwischen Schädel und Zungenbein und auch Eckhard erwähnt sie nicht.

Der Facialiskanal unterscheidet sich, wenigstens bei *Dasyurus* und *Sarcophilus*, von demjenigen der beiden vorhergehenden Familien durch ein vollständig knöchern umrahmtes For. stylomastoideum. Dies entsteht dadurch, daß der Proc. posttympanicus eine Rinne des Mastoid, in welcher der Facialis läuft, nach vorn abschließt, während der Proc. tympanicus des Petrosum es nach innen tut. In dieser Weise bilden Mastoid, Squamosum und Proc. tympanicus eine kurze dritte Abteilung des Canalis Fallopii, welche mit dem For. stylomastoideum endigt. Bei *Thylacynus* konnte infolge der schwachen Ausbildung des Petrosumfortsatzes ein solches Foramen nicht entstehen.

Notoryctidae.

Wand der Paukenhöhle.

Bei beiden Schädeln von *Notoryctes typhlops* Stirl., welche ich habe untersuchen können, sind die Bestandteile der Bulla miteinander und mit der Umgebung derart verwachsen, daß die Grenzen sehr undeutlich zu erkennen sind. Soweit ich habe beobachten können, stimmen sie im wesentlichen überein mit Stirlings Darstellung: »The auditory bulla,« schreibt dieser (1891), »is large and conspicuous, but has throughout exceedingly thin and fragile walls. It extends so far backwards, that it abuts against the anterior half of the occipital condyles, and reaches forwards to a point corresponding to about the middle of the zygomatic arch. Its anterior third is formed by the alisphenoid, the middle third by the tympanic, and, into the formation of the remainder, both the mastoid portion of the periotic and the exoccipital appear to enter, but the latter cannot be, with certainty, defined from the other elements of the occipital bone.« Meine eignen Ergebnisse sind die folgenden.

Der größte Teil der Bulla wird durch einen aufgeblasenen Processus tympanicus ossis alisphenoidei gebildet, welcher wie gewöhnlich die Tubaöffnung lateral begrenzt. Ihre Anschwellung ist so stark, daß sie nach Stirlings Darstellung auch in das Innere der Schädelhöhle vorspringt. »The auditory bulla seems to project internally, and shows itself as a thin-walled hollow eminence lying in front of what appears to be the petrous element of the periotic« (l. c., S. 164). Medialwärts wird das Orificium tubae von einer kleinen, vertikalen Knochenplatte begrenzt, welche nicht ausgehöhlt ist, aber der Lage nach mit dem Processus tympanicus des Petrosum der *Peramelidae* übereinstimmt. Wahrscheinlich ist er also mit diesem homolog, aber wegen der Undeutlichkeit der Abgrenzung, hauptsächlich gegenüber dem Basioccipitale, ist es nicht mit Sicherheit festzustellen. Das Tympanicum liegt dem äußeren hinteren Rand des Processus tympanicus des Alisphenoid an, nimmt aber wahrscheinlich nicht teil an der Begrenzung der Paukenhöhle.

Gegen den äußeren Rand desselben Processus tympanicus, vor dem Tympanicum, bildet die Pars entoglenoidea des Squamosum einen erhabenen Rand, einen Processus entoglenoideus; ob dieser auch die Paukenhöhle mitbegrenzen hilft, ist äußerlich nicht zu sehen. Zwischen Processus tympanicus ossis alisphenoidei, Tympanicum und diesem Rande bleibt eine runde Öffnung, wahrscheinlich die Fissura

Glaseri, offen. Die Grenzen des Exoccipitale kann ich ebensowenig wie Stirling mit Sicherheit bestimmen; mir scheint aber, daß es sehr schmal ist, und daß seine ganze Breite vom Condylus occipitalis eingenommen wird, was zugleich erklären würde, daß die Bulla, wie Stirling beschreibt, den Condylus erreicht. Derjenige Teil der Bulla, welchen Stirling beschreibt und abbildet als Teil des Exoccipitale, würde dann das Mastoid sein und was er Mastoid nennt, ein Teil des Squamosum. Ist diese Auffassung richtig, dann beteiligt sich also das Exoccipitale bei *Notoryctes* nicht an der Begrenzung der Paukenhöhle und deren hintere Wand wird eben so wie bei den andern *Polyprotodonten* gebildet durch das Mastoid, welches durch Aushöhlung zur Vergrößerung der Bulla beiträgt.

Äußerer Gehörgang.

Das Tympanicum ist mit dem Außenrande der beiden Bestandteile der Wand der Paukenhöhle verwachsen und bildet mit diesen die Bulla ossea. Es bildet einen kurzen äußeren Gehörgang, welcher in zweierlei Hinsicht von den übrigen *Polyprotodonten* abweicht und mit den *Diprotodonten* übereinstimmt: 1) ist er nicht (oder höchstens für einen kleinen Teil) von der Wand der Paukenhöhle überdeckt: 2) wird er nach außen hin viel enger, weil seine untere Wand nach oben, seine vordere Wand nach hinten läuft; er besteht also nur aus einem Recessus und endet mit einer kleinen Gehöröffnung. Ob auch die obere und hintere Wand durch das Tympanicum oder nur durch das Squamosum gebildet werden, ist nicht mit Sicherheit zu sagen.

Epitympanale Nebenhöhle.

Ob die gewöhnliche Nebenhöhle im Squamosum vorhanden ist, konnte ich nicht ermitteln: infolge des äußeren Gehörganges ist es von außen nicht zu sehen.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Ein Tympanohyale existiert wahrscheinlich nicht. Stirling erwähnt keine Verbindung zwischen Zungenbein und Schädel.

Gleich hinter dem unteren Rande der äußeren Ohröffnung befindet sich eine Öffnung: das kleine, wahrscheinlich zwischen Tympanicum und Mastoid eingeschlossene For. stylomastoideum. Die Lage dieser Öffnung stimmt also infolge des Vorhandenseins eines

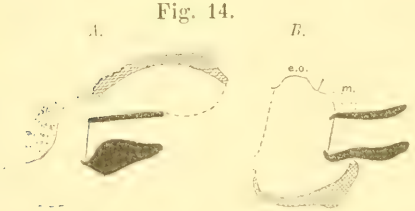
äußeren Gehörganges überein mit den *Macropodidae* und *Phalangeridae*.

Phascolarctidae.

Wand der Paukenhöhle.

Phascolarctus zeigt in mancher Hinsicht Übereinstimmung mit den *Polyprotodontia*. Die Bulla alisphenoidea ist sehr hoch und von der Seite her zusammengedrückt, so daß man an ihr eine mediale und eine laterale flache Wand unterscheiden kann, welche vermittels eines scharfen Randes ineinander übergehen. Die Bulla hat dadurch, wie Flower (1885) bemerkt, in der Form viel Übereinstimmung mit der vom Schwein. Ihr hinterer Rand erreicht ebensowenig wie bei den polyprotodonten Beuteltieren den Proc. paroccipitalis, sondern ist durch einen offenen Raum davon getrennt: der Processus tympanicus des Petrosum fehlt und das Tympanicum ist nicht nach innen zu verbreitert. Auch bei *Thylacoleo* erreicht die Bulla alisphenoidea den Processus paroccipitalis nicht (Owen, 1866). Diese Eigenschaft ist einer der Gründe dafür, daß Winge (1893 *Phascolarctus* von den *Phalangeriden* getrennt hat und mit *Phascolomys* vereinigt.

Fig. 14.



Phascolomys, *A.* Frontal-, *B.* Horizontalschnitt. *c.o.* Exoccipitale; *m.* Mastoid.

Auch bei diesem Genus (Fig. 14) ist das Tympanicum nicht nach innen zu verbreitert und fehlt der Fortsatz des Petrosum, aber außerdem auch der Proc. tympanicus des Alisphenoid. Die Folge ist, daß im macerierten Schädel die untere Wand der Paukenhöhle, welche durch die vertikale Lage des Trommelfells eine ziemlich bedeutende Breite hat, ganz offen ist.

Während die *Phascolarctidae* hierin sogar eine Reduktion aufweisen, im Vergleich mit den carnivoren Beuteltieren, ist anderseits eine Komplikation hinzugekommen, welche im allgemeinen charakteristisch ist für die *Diprotodontia* und zwar die Beteiligung des Squamosum an der Begrenzung der Paukenhöhle. Bei *Phascolarctus* ist die Pars entoglenoidea des Squamosum stark verbreitert und schiebt sich zwischen Tegmen tympani und Alisphenoid hinein, wodurch sie hier an dieser Stelle mit einer konkaven Oberfläche einen Teil der oberen und vorderen Wand der Paukenhöhle bildet. Lateralwärts

geht dieser Teil des Squamosum über in einen erhabenen Rand (Proc. entoglenoideus), welcher ihn von der Fossa glenoidea trennt. Dieser Proc. entoglenoideus ist von außen sichtbar, die übrige Pars entoglenoidea ist ganz in der Paukenhöhle verborgen.

Bei *Phascolomys* wird die Vorderwand der Paukenhöhle durch eine nach innen von der Fossa glenoidea des Squamosum aufsteigende konkave Lamelle gebildet, welche übereinstimmt mit Pars entoglenoidea und Proc. entoglenoideus von *Phascolarctus*, aber hier deutlicher ins Auge springt, weil kein Proc. tympanicus des Alisphenoid sie bedeckt; sie ist denn auch schon von verschiedenen Autoren beschrieben. Ihr oberer Rand grenzt auch hier an den vorderen Rand des Tegmen tympani. Bei *Phascolomys latifrons* Owen ist der Fortsatz dick und aufgeschwollen.

Außer diesem Fortsatze, welchen Hyrtl (1850) mit Unrecht zum Alisphenoid gehören läßt (obgleich er ihn schon früher, 1845, richtig beschrieben hatte [1]), wird bei *Phascolomys wombat* = *ursinus* Shaw nach diesem Autor »noch ein besonderer, vom knöchernen Gehörgange getrennter Paukenknochen (Bulla) zur Begrenzung der sehr geräumigen Paukenhöhle verwendet« (l. c.). Es liegt auf der Hand diesen Knochen als ein Entotympanicum, welches sehr lose mit dem Schädel vereinigt ist, und infolgedessen an macerierten Schädeln immer fehlt, aufzufassen. Das würde in einfacher Weise die Tatsache erklären, daß er von keinem andern Forscher erwähnt wird. Ob die Lage des von Hyrtl gefundenen Knochens übereinstimmt mit der des mutmaßlichen Os bullae von andern *Marsupialia*, läßt sich aus der kurzen Darstellung nicht bestimmen.

Ich habe bei einem frischen Kopfe von *Phascolomys mitchelli* Owen nach diesem Knochen gesucht und keine Spur davon gefunden: die Paukenhöhle ist nach unten geschlossen durch eine Membran, welche ringsum befestigt ist an das Petrosum, das Exoccipitale (der Vorderfläche des Proc. paroccipitalis entlang) und den unteren Rand des Tympanicum und des Processus tympanicus des Squamosum; weder Knorpel noch Knochen ist in diesem Häutchen zu finden. Es ist mir nicht klar, wie die Angabe von Hyrtl erklärt werden muß; an einen Irrtum ist wohl nicht zu denken.

Das Exoccipitale mit dem Proc. paroccipitalis und der Proc.

[1] Auch Owen (1841, S. 386) redet von einer durch das Sphenoid gebildeten Bulla; dies muß ein Irrtum sein, da er sie in seinen speziell *Phascolomys* betreffenden Abhandlungen (1849, 1874) nicht mehr nennt.

mastoideus bilden bei *Phascolomys* hinter der Paukenhöhle einen hohen, transversalen Wall, welcher unter Tympanicum und Petrosum hervorragt. Die Vorderfläche des Exoccipitale hat hinter der Fen. cochleae eine kleine Konkavität, welche die hintere Wand einer kleinen Ausbauchung der Paukenhöhle bildet. Diese Nebenhöhle ist sonst nur von einer häutigen Wand umgeben und ist von der Paukenhöhle bis auf eine kleine hinter der Fen. rotunda befindliche Öffnung durch ein häutiges Septum getrennt. *Phascolomys* zeigt demnach einen der seltenen Fälle, wo das Exoccipitale sich an der Begrenzung der Paukenhöhle beteiligt.

Das Ost. tympanicum tubae befindet sich bei *Phascolomys* im vorderen Innenwinkel der häutigen Paukenhöhle und ist nicht von Knochen umgeben. Auch bei *Phascolarctus* ist es im Schädel natürlich nicht wie eine scharf umschriebene Öffnung sichtbar.

Äußerer Gehörgang.

Das Tympanicum ist ganz frei. Bei *Phascolarctus* hat es in allen wesentlichen Punkten Ähnlichkeit mit dem von *Dasyurus*. *Thylacoleo* stimmt darin mit *Phascolarctus* überein (Owen, 1859).

Bei *Phascolomys* (Fig. 14) bildet es einen ziemlich langen, ringsum geschlossenen äußeren Gehörgang, dessen Anfangsteil, wie so oft, aufsteigt und einen Recessus bildet, während sich daran nach außen hin ein fast horizontaler Teil anschließt; von außen ist das nicht zu sehen, da die ganze untere und vordere Wand, besonders bei *Phascolomys latifrons*, sich stark verdickt. Der Anfangsteil der unteren Wand steigt sogar nach außen hinab, so daß sein niedrigster Punkt sich etwas nach außen vom Trommelfell befindet. An dieser Stelle ist die häutige Wand der Paukenhöhle befestigt, so daß wie bei andern *Marsupialia* der äußere Gehörgang ein kleines Stück in die Paukenhöhle hervorragt.

Epitympanale Nebenhöhle.

Bei beiden Genera ist ein Sinus epitympanicus im Squamosum vorhanden. Bei *Phascolarctus* befindet er sich in der Superficies meatus, aber mehr nach vorn als bei den *Dasyuridae* und *Peramelidae*. Auch ist die Höhle viel größer als bei diesen und erstreckt sich lateral vom Meatus temporalis nach vorn in den Processus postglenoideus und die Wurzel des Processus zygomaticus. Ihr Foramen pneumaticum ist das »Foramen postzygomaticum« von Cope (1880), welches nach dessen Darstellung bei *Phascolarctus* kommuniziert mit

einem leeren Raume, während es bei den *Marsupialia* im allgemeinen »enters a fossa of the squamosal bone, wich may or may not be partially filled with cancellous tissue«. Wahrscheinlich ist es auch dieselbe Öffnung, welche Sixta (1900) »Foramen retrotemporale« nennt. Mit dem Foramen bei *Monotremen*, womit sowohl Cope wie Sixta diese Öffnung vergleichen, hat sie nichts zu tun.

Owen (1859) beschreibt für *Thylacoleo* eine derartige Höhle wie die von *Phascolarctus*; er vergleicht sie mit der von *Sarcophilus*, aber nach der Abbildung muß sie ebenso wie bei *Phascolarctus* mehr nach vorn liegen.

Auch bei *Phascolomys* hat das Squamosum eine Aushöhlung, außerhalb der Paukenhöhle in der Superficies meatus befindlich. Durch eine transversale Leiste ist diese Höhle in eine größere vordere und eine kleinere hintere Abteilung geteilt (Owen, 1874); die hintere stimmt in Lage und Form ungefähr überein mit der Nebenhöhle im Squamosum der *Polyprotodontia*, die vordere dagegen mit der von *Phascolarctus*, obwohl beide bei *Phascolomys* viel ausgedehnter sind. Nach unten zu ist die ganze Höhle meistens weit geöffnet, wird aber im frischen Zustande durch eine Membran geschlossen. Diese Membran ist zwischen Squamosum und Tympanicum ausgespannt und läßt nur an einer Stelle eine kleine Öffnung frei; diese befindet sich zwischen dem Squamosum und der oberen Wand des äußeren Gehörgangs (Foramen supratympanicum Cope) und führt direkt in den Recessus epitympanicus (Fig. 14). Die ganze Höhle ist also eine weite Ausbauchung der Paukenhöhle an der Stelle der Pars flaccida.

Owen und Murie haben darauf hingewiesen, daß gerade in dieser Höhle des Squamosum ein charakteristischer Unterschied gefunden wird zwischen den drei Arten von *Phascolomys*: bei *ursinus* ist sie sehr untief, bei *mitchelli* tiefer und bei *latifrons* schließlich sehr tief und groß.

Köstlin (1844, S. 153) spricht von einer Anschwellung des Proc. mastoideus von *Phascolomys*; wahrscheinlich hat er einen Schädel von *P. latifrons* in Händen gehabt, denn bei dieser Art sind alle Knochen in dieser Umgebung (Proc. tympanicus des Squamosum, Tympanicum, Mastoid, Exoccipitale) einigermaßen geschwollen, ohne daß sie jedoch andre mit der Paukenhöhle zusammenhängende Lufthöhlen enthalten, als diejenige, welche ich oben beschrieben habe.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Ein Tympanohyale fehlt. Die vorderen Hörner des Zungenbeins sind nach einer Angabe von Eckhard, welche ich bestätigen kann, bei *Phascolomys* an den Schädel mittels eines Ligamentes befestigt. Es verläuft eine Strecke dem Processus paroccipitalis entlang und ist an der Grenze von Exoccipitale und Mastoid festgeheftet. Das Hyoid ist demnach opisthotrematisch.

Ein For. stylomastoideum ist bei *Phascolarctus* nicht als selbständige Öffnung vorhanden. Bei *Phascolomys* dagegen wird infolge des Aneinanderliegens von Mastoid und Tympanicum bei erwachsenen Schädeln meistens ein vollständiges For. stylomastoideum gebildet, in andern Fällen und bei jungen Schädeln bleibt es nach unten zu offen.

Phalangeridae[1].

Wand der Paukenhöhle.

Bei allen *Phalangeridae* ist die untere Wand der Paukenhöhle ganz verknöchert und gewöhnlich mit Tympanicum und Mastoid verwachsen. Nach der gewöhnlichen Auffassung erstreckt sich der Proc. tympanicus des Alisphenoid nach hinten bis zur Basis des Proc. paroccipitalis. Bei einem Schädel von *Phalanger ursinus* Temm. (Fig. 15), bei welchem die Verwachsung weniger vollständig ist als gewöhnlich, traf ich dies jedoch nicht an, sondern der hintere Rand des beinahe flachen, so gut wie nicht aufgeblasenen Proc. tympanicus alisphenoidei ist hier vom Proc. paroccipitalis getrennt durch einen Teil der Bulla, welcher ein Ganzes bildet mit dem Mastoid und mit dem Tympanicum. Dieser letztere Teil stimmt also in der Lage ziemlich überein mit dem mutmaßlichen »Os bullae« der *Dasyuridae*; nur ist er nicht mit der Pars petrosa verwachsen, sondern im Gegenteil mit dem Tympanicum. Es ist also sehr wohl möglich, daß er einen durch das Tympanicum gebildeten Teil der Paukenhöhle dar-

Fig. 15.

Phalanger ursinus Temm., Ventralansicht, 1/1 nat. Gr. *e.o.* Exoccipitale; *f.md.* Foramen glenoideum; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *m.a.* Meatus acust. ext.; *o.* Öffnung, wahrscheinlich für den Hyoidbogen bestimmt; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.* Pars petrosa; *p.t.* Proc. tympanicus des Alisphenoid; *sq.* Squamosum.

[1] Mit Ausschluß der *Macropodidae*.

stellt, welcher zu vergleichen ist mit *Thylacynus*. Zwischen beiden Hypothesen kann ich nicht entscheiden, wenn mir auch die erstere wahrscheinlicher vorkommt. Für diese Auffassung spricht auch noch, daß ich bei einem Schädel von *Pseudochirus peregrinus* Bodd. denselben hinteren Teil der Bulla, jedoch durch nicht sehr deutliche Grenzen, sowohl vom Tympanicum wie vom Alisphenoid getrennt fand (auch in der Abbildung, die Owen [1841, Pl. 71] gibt von *Petaurus breviceps*, scheint dies der Fall zu sein), und ferner, daß nach Owen (1868) bei *Acrobates* außer der Bulla alisphenoidea eine Anschwellung des Petrosum gefunden wird wie die von *Peragale*.

In allen andern Fällen, die ich untersuchte, fehlte die Naht zwischen beiden Teilen der Bulla.

Ein Processus entoglenoideus wie der von *Phascolarctus* fehlt auch bei *Phalangeriden* nicht ganz, aber nur bei *Trichosurus vulpecula* Kerr finde ich ihn gut entwickelt. Hier bildet auch das Squamosum in derselben Weise wie bei *Phascolarctus* den vorderen Teil der Oberwand der Paukenhöhle; bei den andern Genera habe ich dies nicht untersucht.

Was die Form anbelangt, ist die Bulla immer geschwollen, außer bei einigen größeren Formen, von denen namentlich *Phalanger* sich durch eine niedere Bulla kennzeichnet; es kann auch bei den verschiedenen Arten desselben Genus z. B. *Pseudochirus*) variieren (Thomas, 1888). Bei *Tarsipes* ist »[the] presphenoid surface of braincase in front of bullae prominently inflated downwards, so as to give the appearance of a second anterior pair of bullae in the dried skull; but these prominences are not shut off from the brain-cavity«; bei *Acrobates* ist dasselbe in geringerem Maße der Fall (Thomas).

Das Ost. tymp. tubae befindet sich zwischen Bulla und Petrosum; beim oben genannten und abgebildeten Schädel von *Phalanger ursinus* beteiligt sich sowohl der Processus tympanicus des Alisphenoid wie der hintere Teil der Bulla an seiner Begrenzung.

Äußerer Gehörgang.

Bei allen recenten *Phalangeriden* ist das Tympanicum mit Mastoid und Squamosum, meistens auch mit der Bulla, verwachsen und bildet einen ziemlich langen zylindrischen Gehörgang, dessen untere Wand im Gegensatz zu den *Macropodidae* ungefähr horizontal oder ein wenig aufwärts verläuft und zwischen Proc. postglenoideus[1] und

[1] Durch die öfters vorkommende Verwachsung dieses Fortsatzes mit dem

posttympanicus eingefügt ist. Es scheint, daß wenigstens der proximale Teil des Gehörganges auch nach oben durch das Tympanicum geschlossen wird (*Trichosurus*); durch das Verschwinden der Nähte kann ich dieses jedoch nicht bestimmt angeben.

Bei jungen Tieren (*Phalanger orientalis* Pall.) verläuft die untere Wand des Gehörganges schräg aufwärts, so daß sie dann der von *Phascolomys* ähnlich ist. Später ist dies von außen nicht mehr zu sehen; im Inneren bleibt dieser ansteigende Anfangsteil, wie ich bei *Trichosurus vulpecula* habe beobachten können, als Recessus meatus bestehen und bildet einen scharfen Winkel mit dem Trommelfell; dieser Teil, welcher den Sulcus tympanicus trägt, ragt ein wenig nach innen in die Bulla hinein (wie der Gehörgang von *Phascolarctus*). Nach außen hin senkt sich die untere Wand plötzlich und erreicht dann ferner schwach ansteigend die äußere Gehöröffnung. Infolge der starken Neigung der Superficies meatus ist das Lumen des Gehörganges nach außen hin sehr erweitert.

Epitympanale Nebenhöhle.

Die *Phalangeridae* sind dadurch charakterisiert, daß der Occipitalteil des Schädels, an erster Stelle das Squamosum, angeschwollen ist und eine mit dem Cavum tympani zusammenhängende, durch Knochenbälkchen feinzellige Nebenhöhle enthält. Die Kommunikation mit der Paukenhöhle habe ich bei *Trichosorus vulpecula* untersucht. Sie findet statt durch eine Öffnung oben in der Paukenhöhle, lateral vom Amboß, zwischen Tegmen tympani und der oberen Wand des äußeren Gehörganges befindlich. Diese Öffnung stimmt demnach in der Lage überein mit dem Foramen supratympanicum der *Macropodidae*; sie ist aber von außen her nicht sichtbar, weil distalwärts die obere Wand des Gehörganges sich unmittelbar an die Superficies meatus anschließt. Die Höhle selbst ist also als eine besonders starke Erweiterung der gewöhnlichen Höhlen in dem Squamosum der *Marsupialia* zu betrachten.

Bei »*Phalangista*« und »*Petaurus*« breiten die Höhlen sich bis in den Proc. jugalis und die Condyli occipitalis aus (Hyrtl, 1845). Am größten sind sie nach Owen (1841) bei *Petauroïdes*. Bei *Trichosurus vulpecula* breiten sie sich nur in dem Mastoid und dem

Gehörgang ist er nicht so deutlich wie bei andern *Marsupialia*; dies erklärt die unrichtige Angabe von Kopetsch (1896), daß bei *Phalangista vulpina* (= *Trichosurus vulpecula*) ein Proc. postglenoideus fehle.

Squamosum aus, aber in letzterem bis in die Wurzel des Proc. zygomaticus und in den Proc. post- und entoglenoideus.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Hin und wieder findet man bei *Phalanger* hinten in der Bulla, ungefähr auf der Grenze von Tympanicum und Mastoid eine deutliche Öffnung, welche in die Paukenhöhle führt (Fig. 15) und manchmal ragt in dieser Öffnung eine kleine Knochenspitze hervor; es ist sehr wahrscheinlich, daß hierin ein Tympanohyale gesehen werden muß. In diesem Falle würden die *Phalangeridae* durch dessen Besitz von allen übrigen *Marsupialia* abweichen. Das For. stylomastoideum liegt zwischen dem Mastoid und dem damit verwachsenen äußeren Gehörgang, welche zusammen eine dritte Abteilung des Facialiskanals bilden. Es wird hierdurch lateralwärts verschoben und weit getrennt von der oben erwähnten Öffnung für den Zungenbeinbogen.

Macropodidae.

Wand der Paukenhöhle.

Bei den *Macropodidae* erreicht der Proc. tympanicus des Alisphenoid immer den Proc. paroccipitalis und schließt die Paukenhöhle vollständig. Die durch ihn gebildete Bulla ist von sehr verschiedener Gestalt: ganz flach oder selbst konkav *Macropus*), bis enorm angeschwollen (*Bettongia lesueuri*). Großen systematischen Wert scheinen diese Unterschiede nicht zu haben, da sie bei einem und demselben Genus vorkommen können. Die folgende Übersicht ist Thomas (1885) entnommen:

Macropodinae. — *Macropus*, *Dorcopsis*, *Dendrolagus*: Bulla nicht angeschwollen; *Petrogale*: Bulla bei *penicillata* Gray nicht, bei den übrigen Arten etwas angeschwollen; *Lagostrophus*: Bulla etwas aufgebläht; *Onychogale unguifera* Gould und *frenata* Gould: Bulla wenig, *lunata* Gould stark angeschwollen, groß; *Lagorchestes*: Bulla stark geschwollen, namentlich bei *leporoïdes* Gould und *hirsutus* Gould.

Potoroinae. — *Aepyprymnus*: Bulla nicht angeschwollen; *Potorous*: Bulla sehr wenig aufgeblasen, fast flach; *Bettongia*: die Größe der Bulla nimmt in der Reihe: *cuniculus* Ogilb., *gaimardi* Desm., *penicillata* Gray, *lesueuri* Quoy et Gaim. allmählich zu; bei der ersten ist sie niedrig, uneben, wenig aufgeblasen, bei der letzten hat sie glatte Wände und ist enorm angeschwollen; *Caloprymnus*: Bulla groß, angeschwollen, glatt.

Hypsiprymnodontinae. — *Hypsiprymnodon*: Bulla klein, angeschwollen.

Ist die Bulla nicht angeschwollen, so senkt sich ihre untere Wand nach hinten, so daß sie sich dem Processus paroccipitalis entlang mehr oder weniger weit nach unten fortsetzt.

Außer dem Alisphenoid beteiligen sich, wenigstens bei *Macropus* (Fig. 16), noch andre Skeletteile an der Begrenzung der Paukenhöhle. Wie Denker (1899) es für *Macropus rufus* darstellt, wird ein Teil der äußeren Paukenhöhlenwand gebildet durch das Tympanicum: die untere Wand der Paukenhöhle liegt nämlich niedriger als der untere Rand des Trommelfells, so daß der dazwischen liegende Raum ausgefüllt wird durch die verdickte untere Wand des (durch das Tympanicum gebildeten) äußeren Gehörganges. Auch beschreibt Denker den Processus tympanicus des Squamosum; dieser Fortsatz ist nämlich bei *Macropus* ebenso wie bei den *Phalangeridae* und *Phascolarctidae* vorhanden und bildet den dorsalen Teil der konkaven Vorderwand der Paukenhöhle, oral von dem Tegmen tympani. Er wird fast ganz durch die Bulla alisphenoidea bedeckt. Auch Owen (1868, S. 311) spricht von dieser Beteiligung des Squamosum an der Begrenzung der Paukenhöhle.

Fig. 16.

Macropus, *A.* Frontal-, *B.* Horizontalschnitt. *a.s.* Alisphenoid; *m.* Mastoid.

Die hintere Wand der Bulla alisphenoidea von *Macropus*, welche sich nach unten dem Processus paroccipitalis entlang fortsetzt, biegt sich auch nach oben um, erreicht dadurch das Petrosum und schließt das Exoccipitale von der Begrenzung der Paukenhöhle aus. Die Bulla ist also hinten nicht unvollständig, wie Owen (1841, S. 386) angibt. Dieser hintere Teil der Bulla, welcher sich an das Petrosum legt, ist dadurch, wie auch durch seine Verbindung mit dem Processus paroccipitalis nicht zu vergleichen mit einem Teil der Bulla alisphenoidea der polyprotodonten Beuteltiere: diese erreicht mit ihrem hinteren Rande niemals das Petrosum oder das Exoccipitale. Wohl stimmt seine Lage überein mit dem Processus tympanicus petrosi, auch dadurch, daß er das Orificium tubae nach hinten zu begrenzt. Manchmal ist außerdem eine Spur einer Naht zwischen beiden Teilen der Bulla zu beobachten.

Die durch diese Tatsachen gerechtfertigte Annahme, daß der

hintere Teil der Bulla alisphenoidea ein mit dieser verwachsenes Entotympanicum ist, wird fast zur Gewißheit durch folgende Beobachtung von Hyrtl (1850): »Bei einem sehr jungen Exemplare von Halmaturus Brunii tritt an der unteren inneren Wand der Trommelhöhle ein besonderes und selbständiges Knochenblatt auf, welches mit dem anstoßenden Flügelstücke des Keilbeins die Öffnung für die Eustachische Trompete bildet. An einem älteren Individuum ist es mit dem vor den seitlichen Hinterhauptsbeinen sichtbaren Abschnitte des Felsenbeins verwachsen.« Auch Hyrtl vergleicht es mit *Perameles* und *Dasyurus*. Mit der oben geäußerten Annahme ist nur nicht in Übereinstimmung, daß der von Hyrtl beschriebene Knochen mit dem Petrosum und nicht mit dem Alisphenoid verwächst; diese Angabe glaube ich aber einem Versehen von Hyrtl oder einer individuellen Variation zuschreiben zu müssen, da ich auf der durch Hyrtl angegebenen Stelle bei keinem einzigen *Macropus*-Schädel, auch nicht bei *Macropus bruyni* (= *brunii*), einen einigermaßen deutlichen Auswuchs oder Fortsatz des Petrosum finde.

Außerdem spricht Parker wiederholt von einem nicht knorpelig präformierten Os bullae bei *Marsupialia*; so sagt er z. B. »The root of the ‚tympanic wing' in the Marsupial is a direct outgrowth of the alisphenoid; the hinder part is the ‚os bullae', anchylosed to that root (1886[a], p. 62) und The floor of the tympanic cavity ossifies before the cartilage is ripe, but in two subequal centres — the annulus and ‚os bullae'« (1886[b], p. 270).

Winge (1893, S. 129) sagt, daß er kein Os bullae bei *Marsupialia* hat finden können. Bei jungen Exemplaren von *Macropus* von verschiedenem Alter habe auch ich vergeblich nach ihm gesucht: den Raum, welcher zwischen Processus tympanicus des Alisphenoid und Processus paroccipitalis anfangs vorhanden ist, fand ich nur häutig geschlossen. Doch meine ich, daß man den Angaben von Parker, in Zusammenhang mit denen von Hyrtl wohl Glauben schenken darf, wenn man nur annimmt, daß das Os bullae bald mit dem Alisphenoid verwächst.

Die Begrenzung der Tubaöffnung ist durch die Dicke der Wand der Paukenhöhle kurz-röhrenförmig; von einer Pars ossea tubae kann man jedoch kaum sprechen. »Parallel mit der Tube,« sagt Denker (1899) in seiner Beschreibung der Paukenhöhle von *Macropus rufus*, »zieht vor und über derselben an der Außenfläche der medialen Paukenhöhlenwand ein zweiter enger Kanal, der nach seinem Lageverhältnis zu der Eustachischen Röhre wahrscheinlich zur Aufnahme

des Musculus tensor tympani dient. Er lehnt sich dicht an die Tube, so daß die vordere obere Wand der letzteren zugleich seine hintere untere Wand bildet.«

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang wird durch das nicht mit dem Schädel verwachsene Tympanicum gebildet und hat immer einen kürzeren oder längeren zylindrischen, ungefähr transversal, meistens etwas nach oben und nach hinten verlaufenden Teil, während das proximale Ende seiner unteren Wand sich nach unten umbiegt und sich außen an die Bulla alisphenoidea anlegt. In dieser letzteren Hinsicht weicht der Gehörgang demnach von den übrigen *Marsupialia* ab.

An der nach unten gerichteten Biegung beteiligt sich jedoch (wenigstens bei *Macropus rufus*) die innere Wand nicht: diese behält über ihre ganze Länge dieselbe Richtung bei; ein Recessus fehlt demnach. Dieser Unterschied in Richtung zwischen der äußeren und inneren Wand ist natürlich nur dadurch möglich, daß die untere Wand proximalwärts in Dicke zunimmt (Fig. 16).

Dieser abweichende Zustand entsteht jedoch erst sekundär. Bei einem noch nicht erwachsenen *Macropus ruficollis* Desm. finde ich den proximalen Teil des vorderen unteren Wandabschnittes auch im Innern nach unten gerichtet und demnach einen Recessus bildend (was bei andern *Macropodidae* auch im erwachsenen Zustande der Fall zu sein scheint). Bei einem Beuteljungen (von *Macropus giganteus* var. *melanops*) hat das Tympanicum denn auch die Schalenform, welche es bei jungen Säugetieren gewöhnlich hat: von dem äußeren Gehörgange ist noch nichts als der Recessus entwickelt. Erst durch das spätere Dickenwachstum der unteren Wand verschwindet dieser Recessus wieder.

Der Gehörgang ist ringsum geschlossen oder oben offen; das erstere ist Regel bei *Macropus* (ausgenommen ist *M. bruyni* Schreb.), das zweite bei den meisten übrigen Genera (ausgenommen *Petrogale penicillata* Gray).

Ist der Gehörgang ringsum eingeschlossen, dann bleibt immer über ihm ein »Foramen supratympanicum« übrig, wodurch man von außen her Incus und Malleus in dem Recessus epitympanicus liegen sieht (s. unten).

Epitympanale Nebenhöhle.

Das Gehörgangsfeld des Squamosum ist bei den *Macropodidae* ausgehöhlt, nach hinten durch eine kleine Konkavität sowie bei den

Dasyuridae und *Peramelidae*), aber hauptsächlich nach vorn, wo die Höhle mittels einer Öffnung (Foramen postzygomaticum Cope; Foramen retrotemporale Sixta) kommuniziert mit einer weiten, meistens mit Knochenbälkchen teilweise gefüllten Kammer, gelegen in dem Processus zygomaticus lateral vom Meatus temporalis. Bei einem in Alkohol konservierten Kopfe (von einem jungen *Macropus dorsalis*) ergab sich, daß diese Höhle, wie zu erwarten war, mittels des Foramen supratympanicum kommuniziert mit dem Recessus epitympanicus. Nach außen hin ist sie geschlossen durch eine starke, vertikale Membran, welche längs der äußeren Wand der Superficies meatus am Squamosum und ventralwärts an der oberen Wand des Gehörganges befestigt ist. Die Übereinstimmung mit *Phascolomys* ist also ersichtlich (vgl. Fig. 14 und 16): nur dehnt sich bei diesem die Höhle viel mehr in transversaler Richtung aus, was augenscheinlich im Zusammenhang ist mit der großen Breite der Fossa glenoidea und der Superficies meatus.

Hyrtl (1850) meint offenbar denselben Zustand, wenn er schreibt: »Alle Beutelthiere ohne Ausnahme besitzen eine kleine obere Nebenhöhle des Tympanum, welche nur von dem Felsenbeine allein gebildet wird . . . Bei Halmaturus besitzt sie eine, aussen am Schädel über dem knöchernen Meatus auditorius externus sichtbare Öffnung, welche nur durch das darüber streichende Periost verschlossen ist. Der knorpelige Gehörgang streicht bei Halmaturus elegans [= *ruficollis* Desm.] an dieser Nebenöffnung vorbei, wodurch es möglich ist, dass Schallstrahlen in das Tympanum gelangen, welche die eigentliche Trommelhaut nicht passierten. Die fibröse Verschliessungsmembran dieser Nebenöffnung steht mittelst eines kurzen von ihrer inneren Oberfläche ausgehenden Bändchens mit dem Kopfe des Hammers und dem Körper des Ambosses in Verbindung. Bei Halmaturus Brunii sehe ich diese Verschliessungshaut nur durch eine feine Knochenbrücke von der eigentlichen Membrana tympani getrennt, so dass es scheint, als wäre ein doppeltes Trommelfell vorhanden.« Dieses letztere ist eine Folge davon, daß bei *Macropus bruyni* der äußere Gehörgang oben offen ist (s. oben); die »feine Knochenbrücke« finde ich auch an dem Schädel von *Bettongia lesueuri* als ein über dem Gehörgang nach vorn gerichtetes Fortsätzchen von jenem Teile des Squamosum, an welchem der hintere Rand der Membran, welche die Höhle schließt, befestigt sein muß; es liegt jedoch nicht gleich über dem Trommelfell, aber mehr nach außen, ebenso wie bei *Macropus* davon getrennt durch die Höhle im Squamosum. Es dient also

augenscheinlich an Stelle der bei den genannten Arten fehlenden oberen Wand des Gehörganges als Stütze der Schließmembran.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Die vorderen Hörner des Zungenbeines sind bei *Macropus* durch ein Ligament mit dem Schädel verbunden (Cuvier). Dieses Ligament erreicht den Schädel an der Grenze von Bulla alisphenoidea und Proc. paroccipitalis, ungefähr an derselben Stelle wie bei den *Phalangeridae*.

Schon bei einem jungen Beuteljungen (von *Macropus ruficollis* Desm.) finde ich das proximale Ende des Zungenbeinbogens ligamentös; das Ligament ist hier am Petrosum befestigt an der gewöhnlichen Anheftungsstelle des Reichertschen Knorpels, hat aber außerdem etwas tiefer eine zweite Verbindung mit der Spitze des noch knorpeligen Processus mastoideus. Das Hyoid ist demnach opisthotrematisch. Bei einem älteren Beuteljungen (von *Macropus giganteus*) ist die erste Verbindung verloren gegangen, das Ligament also nur mit der Spitze des Processus mastoideus verbunden. Später wird der proximale Teil durch die Bulla alisphenoidea überdeckt, was den definitiven Zustand erklärt.

Im erwachsenen Zustande verläßt bei *Macropus* der Facialis die Paukenhöhle durch eine Öffnung, welche ganz umringt wird von dem Mastoid und von einer Knochenbrücke, welche an ihren Endpunkten mit demselben vereinigt ist, ein Zustand also, welcher an *Echidna* erinnert. Jedoch scheint diese Knochenbrücke kein Tympanohyale zu sein, da ich sie schon bei dem Beuteljungen von *Macropus ruficollis*, obwohl noch knorpelig, antreffe neben dem beschriebenen Ligament; dazu kommt noch, daß hier die Chorda tympani lateral von diesem Ligament verläuft, aber medial von der knorpeligen Brücke bleibt. Die Bedeutung dieser ist demnach dunkel. Im erwachsenen Schädel wird sie durch das Tympanicum bedeckt: das Foramen stylomastoideum wird also begrenzt durch Tympanicum und Mastoid (nicht durch den Processus jugularis, wie Denker irrtümlich angibt).

Zusammenfassung.

Bei keiner andern Ordnung der Säugetiere, die *Insectivoren* ausgenommen, können sich so viele Bestandteile an der Begrenzung der Paukenhöhle beteiligen wie bei den Beuteltieren.

Im Gegensatz zu dem was bei den höheren Säugetieren Regel ist, beteiligt sich das Tympanicum fast nie durch Verbreiterung seines

medialen Randes an dieser Begrenzung. Nur bei *Thylacynus* und vielleicht bei den *Phalangeriden* ist dieses in geringem Maße der Fall. Doch bildet es gewöhnlich mittels des äußeren Gehörganges einen Teil von der Wand der Paukenhöhle, indem sie nach innen in die Bulla vorspringt oder, bei *Macropus*, indem ihre verdickte untere Wand den Raum zwischen Trommelfell und Bulla ausfüllt.

Den Hauptbestandteil der Bulla bildet der Proc. tympanicus des Alisphenoid, welcher das Tympanicum vom Ostium tympanicum tubae trennt und die vordere Wand, meistens auch einen größeren oder kleineren Teil der unteren Wand der Paukenhöhle bildet. Meistens ist er blasenförmig aufgeschwollen. Nur bei *Phascolomys* (unter den recenten *Marsupialia*) fehlt dieser Fortsatz gänzlich. Hier wird sein Platz eingenommen durch einen übereinstimmenden Fortsatz des Squamosum nach innen von der Fossa glenoidea. Auch bei andern *Diprotodontia* ist dieser Fortsatz des Squamosum sehr allgemein vorhanden, aber wird dann durch den Proc. tympanicus des Alisphenoid größtenteils überdeckt.

Nur bei den *Macropodidae* erreicht der Proc. tympanicus des Alisphenoid mit seinem hinteren Rande den Proc. paroccipitalis und schließt demnach die Paukenhöhle nach unten gänzlich. Bei allen andern läßt er hinten einen größeren oder kleineren Raum offen. Bei *Phascolarctus* bleibt dieser Teil der Wand ganz häutig und dasselbe ist der Fall beim übereinstimmenden Teil, welcher sich bei *Phascolomys* hinter dem Proc. tympanicus des Squamosum befindet. Meistens wird er jedoch vollständig oder unvollständig abgeschlossen durch einen Skeletteil, welcher wahrscheinlich aufgefaßt werden muß als ein Entotympanicum, das frühzeitig mit einem oder mehreren der umringenden Knochen verwächst. Er bildet die caudale Begrenzung des Ostium tubae. Bei den *Polyprotodontia* ist er mit dem Perioticum verwachsen, immer mit der Pars petrosa, bei den *Dasyuridae* (ausgenommen *Thylacynus*) auch mit dem Mastoid. Er bleibt klein bei den *Didelphyidae*, so daß hier meistens ein großer Teil des Bodens der Paukenhöhle häutig bleibt; größer ist er bei den übrigen.

Auch bei den *Phalangeridae* ist er vermutlich vorhanden und mit dem Mastoid verwachsen, aber außerdem mit dem Tympanicum und gewöhnlich auch mit dem Processus tympanicus des Alisphenoid, so daß hier alle Teile der Paukenhöhle ein Ganzes bilden. Bei den *Macropodidae* ist er wahrscheinlich verwachsen mit der Bulla alisphenoidea, so daß diese hier (gerade wie bei den *Phalangeridae*) nur scheinbar den Proc. paroccipitalis erreicht, doch in Wirklichkeit durch das Os bullae davon getrennt ist.

Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Annahme, als hätte man es hier wirklich mit einem Entotympanicum zu tun, nur auf wenige Angaben fußt. Außer von HYRTL (1850, für *Phascolomys*, *Macropus* und *Perameles*) und PARKER (an verschiedenen Stellen in seinen Monographien über *Edentaten* und *Insectivoren*[1]) wird es als selbständiger Knochen durch niemand genannt; WINGE sagt selbst ausdrücklich, daß er weder bei ausgewachsenen noch bei jungen Beuteltieren ein getrenntes Os bullae gefunden hat, während ich selbst bei *Macropus* vergebens danach gesucht und sein Fehlen bei *Phascolomys* sicher konstatiert habe.

Doch halte ich das Vorkommen eines Entotympanicum bei den meisten Beuteltieren für wahrscheinlich. Nimmt man an, daß es frühzeitig mit der Umgebung verwächst, so ist leicht zu begreifen, daß es so selten Erwähnung findet. Nur die Unterschiede in den Angaben über *Phascolomys* (wo es nach HYRTL, 1850, bei dem erwachsenen Tier noch frei wäre) lassen sich in dieser Weise nicht erklären.

Durch die Annahme eines Entotympanicum, welches mit verschiedenen Knochen in der Umgebung verwachsen kann, ist auch mehr Übereinstimmung zu bringen zwischen den verschiedenen Familien, da man sonst voraussetzen müssen würde, daß derselbe Teil der Bullawand einmal von dem Petrosum aus (*Polyprotodonten*), dann wieder vom Alisphenoid (*Macropodidae*) oder vom Tympanicum aus (*Phalangeridae*) verknöchern könnte.

Knorpel in der Bullawand kommt nicht vor.

Bei *Phascolomys* und vielleicht auch bei *Notoryctes* wird die Paukenhöhle durch eine Konkavität im Exoccipitale vergrößert.

Die *Marsupialia* sind ferner hauptsächlich gekennzeichnet durch epitympanale Nebenhöhlen, die von der Pars flaccida ausgehen und sich mehr oder weniger im Squamosum ausbreiten. Bei den fleischfressenden Beuteltieren sind sie weniger entwickelt als bei den *Diprotodonten*, aber nur bei den *Didelphyidae* fehlen sie ganz. Die Fortsetzung im Squamosum geht aus von der Superficies meatus, entweder mehr caudal oder mehr oral. Hiernach kann man zwei dieser Höhlen unterscheiden: eine mehr nach hinten, teilweise im Processus posttympanicus gelegene und eine mehr nach vorn, sich bis in den Processus zygomaticus erstreckende. *Peramelidae* und *Dasyuridae* besitzen nur die erstgenannte Höhle, bei den *Diprotodonten*

[1] Die Arbeit über die Entwicklung des Marsupialierschädels, welche PARKER wiederholt in Aussicht stellt, ist nie erschienen.

kommen beide nebeneinander vor. Bei den *Phalangeridae* erstreckt sich die Höhle weiter in die umgebenden Knochen (Mastoid, Exoccipitale) und läßt diese mehr oder weniger aufschwellen.

Hyrtl (1850) spricht von einer »kleinen oberen Nebenhöhle des Tympanum, welche nur von dem Felsenbeine allein gebildet wird und welche allen *Marsupialiern* ohne Ausnahme zukommen sollte. Hiermit meint er nichts andres als den Recessus epitympanicus, zu dessen Begrenzung aber wie gewöhnlich auch das Squamosum beiträgt.

Bei den *Didelphyidae* hat das Tympanicum seine ursprüngliche Hufeisenform erhalten; ein äußerer Gehörgang fehlt hier ganz. Bei allen übrigen ist sie vorhanden. *Phascolarctus* stimmt, was das Tympanicum anbelangt, ganz mit den *Dasyuridae* und *Peramelidae* überein, weil es zum größten Teile von der Bulla alisphenoidea umgeben wird und sehr lose mit dem Schädel verbunden ist. Bei allen übrigen (recenten) *Diprotodonten* und den *Notoryctidae* liegt es größtenteils oder (*Macropodidae*) ganz außerhalb der Bulla und ist gewöhnlich stärker am Schädel befestigt, obschon nur bei den *Phalangeridae* damit verwachsen.

Zusammenfassend können wir also in großen Zügen folgenden Entwicklungsgang feststellen.

Bei den *Didelphyidae* ist das Tympanicum noch hufeisenförmig; Processus tympanicus alisphenoidei und das mutmaßliche Entotympanicum sind klein; das letztere ist mit der Pars petrosa verwachsen; epitympanale Nebenhöhlen fehlen. *Caenolestes*, der recente Vertreter der *Epanorthidae*, scheint soweit sich aus der kurzen Beschreibung von Thomas entnehmen läßt, mit *Didelphys* übereinzustimmen. Bei den *Peramelidae* und *Dasyuridae* werden die beiden Bestandteile der Bulla größer; ein kurzer äußerer Gehörgang tritt auf und zugleich ein kleiner Sinus epitympanicus, hinten in der Superficies meatus gelegen. Bei den *Dasyuridae* ist das Entotympanicum außerdem mit dem Mastoid verwachsen. Bei *Thylacynus* ist es reduziert und bei *Phascolarctus* ganz verschwunden. Hier treten zum ersten Male der Processus tympanicus squamosi und der größere mehr nach vorn gelegene Sinus im Squamosum auf, aber übrigens hat *Phascolarctus* mehr Punkte von Übereinstimmung mit den *Polyprotodonten* als mit den *Diprotodonten*. Diese letzteren sind, außer durch die betreffende Höhle und Fortsatz des Squamosum, gekennzeichnet durch einen längeren äußeren Gehörgang. Besonders bei den *Phalangeriden* breitet sich der Sinus epitympanicus stark aus. Bei *Phascolomys* fehlt der Proc. epitympanicus des Alisphenoid, wahrscheinlich durch Reduktion.

Das Zungenbein ist immer nur lose mit dem Schädel vereint. Soweit bekannt, ist bei den *Polyprotodontia* der craniale Teil des Hyoidbogens sogar ganz reduziert, so daß das Hyoid selbst nicht mehr durch ein Ligament am Schädel befestigt ist. Bei den *Diprotodonten* scheint dieses Ligament immer zu existieren; es ist aber caudal von der ursprünglichen Verbindungsstelle am Schädel befestigt: das Hyoid ist opisthotrematisch. Ein Tympanohyale ist nur bei *Phalangeriden* vielleicht vorhanden.

III. Insectivora.

Centetidae, Potamogalidae.

Diese beiden Familien kann ich zusammen behandeln, da sie, was die Tympanalgegend anbelangt, sich nicht viel voneinander unterscheiden, und auch weil ich von der letzteren selbst kein Material habe untersuchen können.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

Fig. 17.

Centetes, Frontalschnitt. *b.s.* Basisphenoid.

a) Centetes ecaudatus Schreb. — Das kleine, hufeisenförmige Tympanicum (Fig. 17) ist nach innen nicht, nach außen schwach verbreitert, so daß eine erste Andeutung eines knöchernen Recessus meatus anwesend ist, aber noch viel schwächer entwickelt als bei *Erinaceus*. Das Tympanicum behält also beinahe vollkommen die Annulusform.

Es hat eine geringe Inclination (sein ventraler Rand liegt nur ein wenig tiefer als die Enden der beiden Schenkel) und liegt in der unteren Wand des hinteren Teiles der Paukenhöhle. Der hintere Schenkel liegt mit seiner Spitze gegen die des Tympanohyale (siehe unten), der vordere liegt längs dem Processus entoglenoideus des Squamosum. Gegenüber dem offenen Teile des Annulus hat das Squamosum eine kleine Bucht, die Incisura tympanica, an deren Begrenzung das Mastoid sich nicht beteiligt (vgl. *Erinaceus*). Der Recessus epitympanicus bildet infolge der fast horizontalen Lage des Annulus nicht den oberen, sondern den am meisten nach außen befindlichen Teil der Paukenhöhle.

Die innere Wand der Paukenhöhle wird gebildet durch einen Processus tympanicus (»Paukenflügel« Hyrtl) des Basisphenoid, welcher, besonders in seinem vorderen Teile, nach der Paukenhöhle

zu konkav ist und vom Basisphenoid aus nach unten und hinten gerichtet ist. Hinten legt er sich mit seinem oberen Rande gegen das Petrosum, mit seinem unteren Rande gegen das Tympanicum. Größtenteils aber breitet er sich nach vorn vom Petrosum und Tympanicum aus und begrenzt hier einen vor diesen beiden Knochen befindlichen Teil der Paukenhöhle.

Dieser Proc. tympanicus wird nach der Angabe von PARKER (1886[b], S. 228) in der Tat durch das Basisphenoid gebildet, als »periosteal outgrowth«. Auch WIŃCZA (1896) erwähnt (für *Centetes ecaudatus* und *Ericulus setosus*), daß der Fortsatz nicht in Knorpel entsteht.

Vor dem Petrosum geht der Proc. tympanicus basisphenoidei allmählich über in die obere Wand des obengenannten vorderen Teils der Paukenhöhle; diese obere Wand gehört, nach ihrer Lage zu urteilen, nicht mehr zum Basi-, sondern zum Alisphenoid; eine Grenze ist zwischen beiden Knochen nicht sichtbar. Die obere Wand desselben Teils der Paukenhöhle wird größtenteils gebildet durch einen Processus tympanicus vom Squamosum, den Processus entoglenoideus (»ento-glenoid process« von MIVART, 1867[a]). Dieser Fortsatz ist nicht oder wenig konkav und geht nach vorn über in einen ähnlichen, aber viel kürzeren und flacheren Fortsatz (»tympanic wing« PARKER) des Alisphenoid, gleich hinter dem Foramen ovale.

Der vor Petrosum und Tympanicum befindliche Teil der Paukenhöhle wird demnach begrenzt:

lateral: durch Proc. tympanicus des Squamosum und des Alisphenoid;

dorsal: durch das Alisphenoid;

medial: durch den Proc. tympanicus des Basisphenoid;

ventral: zum Teil noch durch den Proc. tympanicus des Basisphenoid, zum größten Teil aber ist diese untere Wand ein im trockenen Schädel offener Spalt.

Dieser Spalt schließt vorn ab mit einer Ausbuchtung zwischen den Proc. tympanici des Basi- und des Alisphenoids, bestimmt für die Tuba auditiva. Die starke Verlängerung dieses vorderen Teils der Paukenhöhle ist eine sekundäre Erscheinung, da sie bei den übrigen *Centetidae* nicht gefunden wird und auch, wie sich aus PARKERS Abbildungen ergibt, bei dem jungen *Centetes* noch nicht da ist: zwar erstreckt sich die Paukenhöhle hier nach vorn vom Petrosum aus und wird demnach nach oben durch das Alisphenoid begrenzt; nach unten aber wird sie ganz durch das Tympanicum (mit dem Trommelfell) verschlossen, welches mit seinem vorderen

Schenkel dem Proc. tympanicus des Alisphenoids anliegt; die spaltförmige Öffnung des erwachsenen Tieres ist hier also nur durch die Ausbuchtung für die Tuba vertreten.

Der Verlauf der Arterien scheint, nach den Gefäßgruben zu urteilen, nicht von *Erinaceus* abzuweichen (Hyrtl, 1845). Die Carotis interna tritt also in die Paukenhöhle ein, zwischen Petrosum, hinterem Schenkel des Annulus und Proc. tympanicus des Basisphenoids; ein scharf umschriebenes For. caroticum posterius existiert hier nicht. Es gibt eine Grube für die Arteria stapedia, oral von der Fenestra cochleae. Diese Arterie ist denn auch durch Hyrtl beobachtet. Ferner befindet sich eine sehr feine Öffnung im Proc. tympanicus alisphenoidei, durch einen Spalt mit dem unteren Rande dieses Fortsatzes zusammenhängend; vielleicht verläßt hierdurch der Ramus inferior der Arteria stapedia die Paukenhöhle. Das Foramen spinosum scheint nicht vom Foramen lacerum anterius getrennt zu sein. Dasselbe ist ein langer Spalt zwischen Petrosum und Alisphenoid, also innerhalb der Paukenhöhle befindlich; die Carotis interna tritt aber durch eine kleine nach innen von diesem Spalte befindliche Öffnung, welche das Basisphenoid durchbohrt, in die Schädelhöhle ein.

b) Die übrigen Genera. — *Hemicentetes*, *Ericulus* und *Microgale longicaudata* Thom. weichen auch nach den Darstellungen von Mivart (1868, 1871), Dobson (1883/90) und besonders von Parker (1886[1]) nicht wesentlich von *Centetes* ab. Dobson bildet das Tympanicum von *Microgale longicaudata* ab als einen ganz geschlossenen Ring; es ist dies, wie aus Parkers Abbildungen klar hervorgeht, ein Irrtum, dadurch verursacht, daß das Caput mallei als ein Teil des Annulus dargestellt ist. Die Verlängerung der Trommelhöhle nach vorn vom Petrosum wird nach unten verschlossen durch Tympanicum und Trommelfell, nach vorn durch den Processus tympanicus des Alisphenoid und lateral durch denjenigen des Squamosum. Hierdurch weichen die genannten Genera weniger als *Centetes* von *Erinaceus* ab, welchem *Ericulus* sich auch durch die etwas stärkere Entwicklung des äußeren Gehörganges nähert[1]. Bei *Ericulus* beschreibt

[1] Mivart gibt an, daß bei *Ericulus* ein For. postglenoideum fehlt; ich finde es dagegen (bei *E. setosus* Schreb.) deutlich. Ferner wäre nach demselben Autor im Gegensatz zu *Centetes* der Proc. mastoideus durch eine Bucht getrennt vom »squamosal process«; diese Bucht liegt aber nicht zwischen Mastoid und Squamosum, sondern in letzterem, so daß Mivarts »mastoid process« zum Teil durch das Squamosum (Processus posttympanicus) gebildet wird. Bei *Centetes* ist übrigens dieselbe Bucht, obwohl weniger tief, auch vorhanden.

Mivart eine Öffnung, gleich unter dem Foramen ovale gelegen, die in die Paukenhöhle führt; es kann dies wohl nichts andres sein, als die Öffnung für den Ramus inferior arteriae stapediae bestimmt. Auch ich fand diese Öffnung bei *Ericulus setosus* und *Microgale emini*.

Bei *Hemicentetes* und *Microgale longicaudata* berühren sich die Proc. tympanici des Basisphenoid fast in der Medianlinie des Schädels, aber sind niedriger als bei *Centetes* und *Ericulus*; das Tympanicum weicht dadurch noch weniger von der horizontalen Lage ab. Der Processus des Alisphenoid ist bei *Hemicentetes* kaum angedeutet, was zur Folge hat, daß die für die Tuba bestimmte Rinne nur an einer Seite begrenzt wird.

Nicht unwichtige Abweichungen finde ich bei *Microgale emini* und *Oryzoryctes tetradactylus* M.-Edw. et Grand. Eine dünne, sich vom Petrosum erhebende Lamelle legt sich dem hinteren Schenkel des Annulus tympanicus an und bildet demzufolge die hintere Wand der Paukenhöhle. Sie trennt das For. caroticum post. von For. stylomastoideum, wodurch ein an *Erinaceidae* und *Talpidae* erinnernder Zustand entsteht. Außerdem besteht bei den beiden genannten Arten eine Annäherung zu den *Soricidae*, indem das For. lacerum anterius stark vergrößert ist, wenngleich es vom viel kleineren For. caroticum getrennt bleibt.

Auch bei *Potamogale* sind die Proc. tympanici des Basisphenoid vorhanden (Mivart, Dobson). Allman (1869) nennt sie nicht, aber sagt, daß »the tympanic and petrosal bones unite to form tympano-petrosal bullae of moderate size«. Mivart und Dobson sprechen von diesen »Bullae« gar nicht (das Tympanicum ist nach ihnen ringförmig) und auch aus Allmans Figur geht zur Genüge hervor, daß solch ein großer Unterschied von *Centetes*, wie aus seiner Beschreibung folgen würde, nicht besteht. Auch ein »entoglenoid process«, dem von *Centetes* sehr ähnlich, ist vorhanden (Mivart).

Bei *Geogale aurita* M.-Edw. et Grand. sind die Ränder des Basisphenoid zwar etwas aufgerichtet, aber nicht so weit, daß sie eine Wand für die Paukenhöhle bilden (Dobson). Dadurch bildet diese Art einen Übergang zu *Solenodon*, wo die genannten Fortsätze ganz fehlen (Peters, 1864). Dagegen beschreibt Brandt (1833) bei *Solenodon paradoxus* Brandt einen Fortsatz des Petrosum: »In partis petrosae superficiei externae exteriore parte ex eminentia longitudinali, totam fere ossis petrosi superficiem inferiorem occupante et cristam fere simulante, processus fere tetragonus, uncinatus, introrsum curvatus exoritur, cujus margo anterior vix curvatus suturae ope cum annulo tympanico conjungitur.«

Ein solcher Fortsatz kommt bei *Centetes* nicht vor; er ist aber offenbar derselbe wie der oben für *Microgale* und *Oryzoryctes* beschriebene. Er schließt bei *Solenodon* die Paukenhöhle nur unvollständig: ein großer Teil der unteren Wand wird nur häutig verschlossen (Brandt). Auch ein Processus tympanicus des Squamosum ist vorhanden und gleicht nach Peters' Abbildung ganz dem von *Centetes* (außer daß er sich lateralwärts in einen Proc. postglenoideus fortsetzt).

Dobson bildet auch bei *Solenodon* das Tympanicum als einen geschlossenen Ring ab (Taf. VIII, was wahrscheinlich durch denselben Irrtum verursacht ist wie bei *Microgale*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Am trocknen Schädel von *Centetes ecaudatus*, den ich untersuchte, war der craniale Teil des vorderen Zungenbeinhorns sitzen geblieben. Er setzt sich aus zwei zylindrischen Knochenstückchen zusammen. Das erstere ist klein und dünn und mit dem Mastoid verwachsen, von dem es also ein Fortsätzchen bildet; es entsteht nach Parker durch Verknöcherung des oberen Teils des Reichertschen Knorpels und kann demnach als ein Tympanohyale betrachtet werden. Es liegt ungefähr horizontal und ist lateral- und oralwärts zum Teil bedeckt durch ein Fortsätzchen des Squamosum, das die hintere Begrenzung bildet der Incisura tympanica.

Das darauffolgende Knochenstückchen ist etwas dicker, hakenförmig gebogen und verläuft, schräg nach innen und unten gerichtet, hinter dem hinteren Schenkel des Annulus entlang, zum Proc. tympanicus des Basisphenoid (wahrscheinlich ist der distale Teil aber abgebrochen). Dieses ist das Stylohyale.

Die Lage des Tympanohyale ist beim ersten Blick sehr eigentümlich, da es ganz außerhalb der Paukenhöhle zu liegen scheint. Bei sorgfältiger Betrachtung ergibt sich aber, daß es medial vom oben beschriebenen Fortsätzchen des Squamosum mit seinem vorderen Rande sich etwas an der Begrenzung des Recessus epitympanicus beteiligt. Daß es größtenteils außerhalb der Paukenhöhle liegt, kann leicht erklärt werden durch die geringe Entwicklung des angrenzenden Teils dieser Höhle, wodurch diese sich nicht wie sonst um das Tympanohyale ausbreitet.

Eine Verbindung des Hyoid mit Mastoid oder Exoccipitale besteht nicht: es ist also protrematisch.

Das Tympanohyale ist auch bei *Hemicentetes*, *Ericulus*, *Microgale* und *Oryzoryctes* vorhanden.

Der Facialis verläßt den Schädel durch eine Rinne im Mastoid, nach vorn begrenzt durch das Tympanohyale, aber nach innen (ventral meistens nicht verschlossen; nur bei *Microgale cowani* und *Oryzoryctes tetradactylus* wird durch die oben beschriebene Lamelle des Petrosum ein vollständiges For. stylomastoideum gebildet.

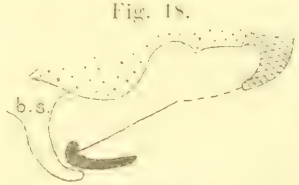
Erinaceidae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Erinaceus europaeus L. — Das Trommelfell hat auch hier eine fast horizontale Lage (Fig. 18). Das Tympanicum ist hufeisenförmig, nur nach außen schwach verbreitert, am meisten längs seinem ventralen Rande. Dadurch wird ein verknöcherter Recessus meatus gebildet, der etwas deutlicher ist als bei *Centetes*. Denker (1899) erwähnt eine oft in der Wand des Gehörganges auftretende Dehiscenz, was vielleicht auf ein Entstehen aus zwei einzelnen Teilen weist, wie beim Menschen.

Das Tympanicum ist ganz los vom Schädel. Der hintere Schenkel liegt mit seiner Spitze gegen ein nach innen gerichtetes Fortsätzchen des Mastoid; medialwärts liegt das Tympanicum längs dem Processus tympanicus des Basisphenoid; sein vorderer Schenkel liegt gegen das Alisphenoid, aber seine Spitze ist frei und erreicht das Squamosum nicht. Denker schreibt, über den Gehörgang handelnd: »In der unteren Partie der vorderen Wand entwickelt sich von dem lateralen Rand ein kurzer Fortsatz, welcher direkt nach abwärts gerichtet ist und mit zur Bildung des Unterkiefergelenks beiträgt.« Was er mit diesem Fortsatz, der theoretisch vielleicht interessant wäre, meint, ist mir nicht klar.

Fig. 18.



Erinaceus, Frontalschnitt. *b.s.* Basisphenoid.

Der Recessus epitympanicus bildet wie bei *Centetes* den äußeren Teil der Paukenhöhle. Lateralwärts wird er außer durch die Pars flaccida nur teilweise durch das Squamosum begrenzt: dieses dehnt sich nämlich wenig oder nicht caudal vom Proc. postglenoideus aus und ist weiter ersetzt durch das Mastoid, das also mit dem Squamosum die laterale Wand des Recessus bilden hilft. Sowohl Mastoid wie Squamosum haben hier eine kleine Konkavität, wodurch der Recessus epitympanicus vergrößert wird oder lieber eine Aus-

buchtung hat, die mit dem Sinus epitympanicus der *Marsupialia* zu vergleichen ist (Fig. 18). Die Konkavität im Squamosum liegt in der hinteren Fläche des Proc. postglenoideus.

Übrigens hat die Wand der Paukenhöhle große Übereinstimmung mit der von *Centetes ecaudatus*. Sie ist schon wiederholt beschrieben (Hyrtl 1845, Denker 1899), so daß ich mich im wesentlichen beschränken kann auf Anführung von Hyrtls Beschreibung:

»Bei Erinaceus und Centetes ist die Pauckenhöhle, obwohl der Pauckenknochen sehr klein ist, dennoch sehr ansehnlich, indem gewisse Theile des Keilbeins zu ihrer Vergrößerung beitragen. Es gehen nämlich vom Seitentheile des Keilbeinkörpers, hinter den eigentlichen Processibus pterygoideis, zwei andre Flügel ab, die eine konkave Fläche nach aussen, eine wenig konvexe nach innen kehren. Der untere äussere Rand verbindet sich zackig mit dem Annulus tympani, der hintere legt sich an den inneren Rand des Felsenbeins, und bildet mit diesem und dem hinteren Bogen des Pauckenringes eine Öffnung zum Eintritte einer Arterie [Carotis interna] . . . . Die ganze Konkavität der äusseren Fläche hilft den Raum der Pauckenhöhle vergrössern, deren untere und innere Wand von ihr vorzugsweise gebildet wird. Man kann diese Flügel des Keilbeins die Pauckenflügel nennen.«

Mit Unrecht betrachtet Hyrtl diese Processus tympanici, welche höher aber kürzer sind als bei *Centetes*, als zum Alisphenoid gehörend: sie entstehen im Gegenteil als Fortsätze des Basisphenoid (Parker, 1886[b], S. 144) und zwar, wie bei den *Centetidae*, in Bindegewebe (Wińcza, 1896, S. 331).

Der vor dem Petrosum befindliche Teil der Paukenhöhle ist viel kürzer als bei *Centetes* und ist dadurch nach unten nicht offen, sondern durch Tympanicum und Trommelfell begrenzt. Die dorsale Wand wird wie bei *Centetes* gebildet durch das Alisphenoid, die mediale durch den Proc. tympanicus des Basisphenoid, die vordere äußere Wand durch den Processus tympanicus des Alisphenoid, gegen welches sich der vordere Schenkel des Annulus anlegt. Nur im vorderen inneren Winkel bleibt eine Öffnung übrig, welche aus einer durch das Tympanicum bedeckten Rinne zwischen beiden Proc. tympanici des Sphenoid besteht; diese Öffnung ist bestimmt für die Tuba auditiva. Der Proc. tympanicus des Alisphenoid (auch von Hyrtl als solcher beschrieben und von Parker 1886[b], S. 273, als »the remnant of the alisphenoidal tympanic wing of the Marsupial«) ist nur ein niederer Kamm, der hinter dem Foramen ovale in ungefähr

transversaler Richtung verläuft; manchmal hat er eine Öffnung, durch welche die Arteria stapedia die Paukenhöhle verläßt (Hyrtl, in andern Fällen (es ist individuell verschieden) ist es nur eine Rinne, die dann durch das Tympanicum zu einer Öffnung gemacht wird.

Von der unteren Wand der Pars petrosa erhebt sich ein kleiner Fortsatz, welcher sich durch Nahtverbindung so eng gegen den hinteren Rand des Processus tympanicus des Basisphenoid anschließt, daß er sich wie eine kurze Verlängerung desselben nach hinten ausnimmt. Etwas mehr nach hinten und außen, gleich nach innen von der Fenestra cochleae, finde ich noch ein noch schmäleres, pyramidales Fortsätzchen auf dem Petrosum, vom erstgenannten durch einen für die Carotis bestimmten Einschnitt getrennt. Beide Fortsätzchen zusammen kann man als Teile einer breiten Leiste betrachten, die durch die Carotisrinne eingeschnitten ist, und deren Lage mit dem Proc. tympanicus des Petrosum der *Marsupialia* übereinstimmt, außer daß sie durch den Proc. tympanicus basisphenoidei von der Tuba getrennt ist.

Das Squamosum hat keinen Processus tympanicus[1] und beteiligt sich demnach, außer was den Recessus epitympanicus anbelangt, nicht an der Begrenzung der Paukenhöhle.

Der Verlauf der Arterien in der Paukenhöhle verdient eine einigermaßen ausführliche Besprechung, zuerst da er durch die Untersuchungen von Otto, Hyrtl, Caldri und Tandler gut bekannt ist, aber besonders weil seine Kenntnis für das Verständnis verschiedener Rinnen und Öffnungen in der Paukenhöhle notwendig ist.

Nach den genannten Untersuchungen ist der Arterienverlauf wie folgt. Die Carotis interna tritt in die Paukenhöhle ein zwischen Petrosum und Tympanicum durch den oben beschriebenen Einschnitt. Nach außen ist diese Öffnung noch nicht vollständig verschlossen: sie ist also nicht vom For. stylomastoideum getrennt. Innerhalb der Paukenhöhle teilt sich nun die Carotis in zwei Äste, was auch an den Rinnen auf dem Promontorium zu sehen ist. Der eine, viel schwächere Zweig, die eigentliche Carotis interna, verläuft nach vorn und innen und verläßt die Paukenhöhle durch eine Öffnung, die nach Winge 1878) zwischen dem Petrosum und dem Alisphenoid liegen soll. In der Tat finde ich an dieser Stelle eine Öffnung mit unregelmäßigem Rand und übereinstimmend mit dem For. lacerum anterius

[1] Mivart spricht bei *Erinaceus* (wie bei *Centetes*) von einem »ento-glenoid process«, aber meint damit den lateral von der Rinne für die Arteria stapedia gelegenen Teil des Proc. tympanicus des Alisphenoid.

von *Cadetes*: die Rinne, welche gewöhnlich durch die Carotis im Promontorium eingeschnitten wird, führt aber nicht zu diesem Foramen, sondern nach einer mehr nach innen in der Wurzel des Proc. tympanicus des Basisphenoid gelegenen, kleinen runden Öffnung; diese liegt nicht auf der Grenze von Perioticum und Sphenoid, sondern wird ganz von letzterem umgeben. Auch Parker (1886[b], S. 147) erwähnt für ein junges Individuum, daß die Carotis das Basisphenoid durchbohrt.

Der zweite, stärkere Zweig, die Arteria stapedia, verläuft oral von der Fenestra cochleae, zwischen die Schenkel des Stapes und durch den Sulcus facialis, und teilt sich ihrerseits noch innerhalb der Paukenhöhle wieder in zwei Äste:

α) Den Ramus inferior (= Arteria maxillaris interna Calori, Winge), der nicht wie gewöhnlich durch die Fissura Glaseri, sondern durch die oben beschriebene Rinne bzw. Öffnung im Proc. tympanicus des Alisphenoid die Paukenhöhle verläßt und nach der Schläfengrube zieht.

β) Den Ramus superior (= Arteria meningea media Winge), der von der Paukenhöhle aus in die Schädelhöhle eintritt durch ein Foramen spinosum, gelegen vorn im Tegmen tympani in der lateralen Wand der Facialisrinne (die Apertura tymp. can. facialis liegt in der medialen Wand). Innerhalb der Schädelhöhle gibt er die Arteria media meningea ab (Tandler).

b) Die Arten von Erinaceus. — Leche (1902) zeigte, daß man nach der Beschaffenheit der Tympanalgegend des Schädels die *Erinaceus*-Arten in zwei Gruppen einteilen kann. Besonders wird hierbei geachtet auf den Proc. tympanicus des Petrosum, wie auch auf den Recessus epitympanicus:

»1) Bei E. europaeus, algirus, frontalis, albiventris schließt sich an den hinteren Rand des vom Basisphenoid gebildeten Daches für den Annulus tympanicus (tympanic wing of basisphenoid Parker) eine schwache, erhabene Leiste des Petrosum an, welche Leiste somit nach hinten das Dach für den Annulus abschließt und sich wie das Basisphenoid diesem anlegt. Proc. mast. und postglen. nur mäßig koncaviert. Vom Proc. mast. geht medialwärts ein stabförmiger Fortsatz aus, welcher mit einem Gelenkkopf endet, dem eine Gelenkfläche an der äußeren Peripherie des Annulus entspricht; von dem recht ausgiebigen Bewegungsvermögen des Annulus kann man sich an jedem nicht getrockneten Schädel überzeugen. Der Raum, welcher vom Proc. mastoideus und postglenoideus, sowie dem vom ersteren ausgehenden Fortsatz begrenzt wird, ist eine Fortsetzung des Tym-

panum lateralwärts [die oben für *E. europaeus* beschriebene Nebenhöhle]: die Membrana tympani geht vom medialen Rande des Annulus auf dem stabförmigen Fortsatze des Proc. mastoideus und dem auf diesem liegenden Tympanohyale, sowie auf die Ventralränder des Proc. mastoideus und postglenoideus über [dieser Teil des Trommelfells kann nur die Pars flaccida sein].

2) Bei auritus, albulus, senaarensis, deserti, niger (nach Andersons Figur), collaris, micropus, pictus, jerdoni hat sich das vom Basisphenoid gebildete Dach stark vergrößert und zwar auf Kosten des horizontalen Teils des Basisphenoid, weshalb die Intertympanalregion des Basisph. sehr verschmälert ist[1]. Die oben erwähnte Petrosumleiste hat sich hier zu einer dünnen Lamelle erhoben, welche dieselbe Höhe wie die Basisphenoidlamelle erreicht. — Proc. mast. etwas, Proc. postgl. bedeutend vergrößert und beide sind an der Ventralfläche stark ausgehöhlt. Nicht nur vom Proc. mastoideus, sondern auch vom Proc. postglenoideus geht ein medialwärts gerichteter Fortsatz aus, mit welchem der Annulus tympanicus gelenkt ist. Durch diese Einrichtung wird das Tympanum in noch viel höherem Grade vergrößert als bei 1). Innerhalb 2) wiederum zwei Differenzierungsstadien: bei micropus, pictus, deserti, senaarensis sind die Aushöhlungen im Proc. mastoideus und postglenoideus zu weiten Räumen ausgebildet, wodurch diese sekundäre Abteilung der Paukenhöhle der ursprünglichen an Größe etwa gleichkommt (Extrem bei deserti und senaarensis). Bei den übrigen ist die sekundäre (laterale) Abteilung der Paukenhöhle weniger stark entwickelt.«

Von der zweiten Gruppe von *Erinaceus*-Arten habe ich nur *E. aethiopicus* Ehrenb. (*libycus* Ehrenb.) untersuchen können, welcher ganz mit Leches Darstellung übereinstimmt; außerdem ist das Tympanicum viel größer und breiter als bei *europaeus*.

Die Nebenhöhlen können sich aber noch weiter ausdehnen. Anderson (1895) teilt nämlich die Arten von *Erinaceus* in solche, wobei die Pterygoidea sich nicht an der Vergrößerung der Paukenhöhle beteiligen (*E. europaeus* L., *concolor* Martin, *algirus* Duv. et Leredoull., *frontalis* Smith, *auritus* Pall., *sclateri* Anders.) und in solche, wobei die Fossae pterygoideae beinahe verschwinden, indem die Pterygoidea vergrößert und aufgeschwollen sind und ihre Höhle zur Vergrößerung der Paukenhöhle beiträgt (*micropus* Blyth, *pictus* Stol., *aethiopicus* Ehrenb., *macracanthus* Blanford). Diese Einteilung

[1] Auch Dobson gibt dieses für mehrere *Erinaceus*-Arten an.

deckt sich nicht ganz mit der von Leche. Aus der Untersuchung des obengenannten Schädels von *E. aethiopicus* und auch schon aus der Abbildung, die Anderson von dieser Art gibt, geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß es nicht das Pterygoid ist, welches die beschriebenen Eigentümlichkeiten zeigt, sondern der Processus tympanicus des Alisphenoid, welcher bei diesen Arten stark entwickelt und aufgeschwollen ist, in der Weise der Beuteltiere.

c) Die übrigen Genera. — Hinsichtlich der Bulla schließen sich *Gymnura* und *Hylomys*, wie auch Leche bemerkt, an die zweite Gruppe der *Erinaceus*-Arten an, weil das Petrosum sich daran stark beteiligt. Dies ist wichtig, weil beide Genera von Leche als primitiver als *Erinaceus* betrachtet werden. Die Verengerung des Basisphenoid sowie die starke sekundäre Vergrößerung der Paukenhöhle dagegen fehlen bei beiden.

Bei *Gymnura gymnura* Raffles und *alba* Giebel ist der Processus tympanicus des Basisphenoid größer als bei *Erinaceus europaeus* und besonders nach außen hin verbreitert, wodurch er einen großen Teil der unteren Wand der Paukenhöhle bildet und das Tympanicum wahrscheinlich eine mehr aufgerichtete Lage annehmen läßt. Die Tubarinne zwischen dem Basi- und Alisphenoid ist rillenförmig verlängert und erinnert sehr an *Centetes*. Als weitere Abweichung der von *Erinaceus europaeus* gegebenen Beschreibung ist hier und auch bei *Hylomys* außer dem Processus postglenoideus auch ein Proc. posttympanicus vorhanden und beteiligt sich im Zusammenhang damit das Mastoid, mehr in Übereinstimmung mit *Centetes*, gar nicht an der Begrenzung des Recessus epitympanicus. Bei *Hylomys* tritt die Carotis interna durch eine deutlich im Processus tympanicus des Petrosum gelegene Rinne in die Paukenhöhle ein.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Wiederholt ist in der Beschreibung von *Erinaceus* ein Fortsätzchen des Mastoid erwähnt, das sich gegen die Spitze des hinteren Schenkels des Annulus anlegt, wie es das Tympanohyale bei *Centetes* tut. Es liegt auf der Hand, daß auch dieses Fortsätzchen von *Erinaceus* als ein Tympanohyale betrachtet werden muß. Diese Vermutung scheint durch Parkers Beschreibung bestätigt zu werden: nach diesem bildet das gemeinte Fortsätzchen vor seiner Verknöcherung den am meisten cranialen Teil (»Epihyale«) des Hyoidbogens und verknöchert es vom »Opisthoticum« aus.

Leche gibt dagegen eine etwas andre Darstellung: »An der

Stelle des Petrosum, wo der knorpelige Teil des Stylohyale mit dem Petrosum sich verbindet, geht bei algirus, albiventris und senaarensis von diesem Knorpel kontinuierlich mit ihm verbunden ein lateraler Fortsatz ab, welcher an beiden Enden knorpelig, in der Mitte verknöchert, dem vorher erwähnten Fortsatz des Proc. mastoideus unmittelbar aufliegt und dieselbe Länge wie dieser hat. Es bietet keinen Zweifel, daß dieses Stück dem Tympanohyale entspricht. Bei E. auritus und europaeus konnte ich dieses Tympanohyale nicht als gesondertes Stück nachweisen, vielleicht ist es mit dem Fortsatz des Proc. mastoideus verschmolzen.«

Ist Leches Angabe richtig, so liefern die erstgenannten *Erinaceus*-Arten das einzige Beispiel eines beim erwachsenen Tiere nicht mit dem Perioticum verschmolzenen Tympanohyale.

Welche Darstellung auch die richtige sein möge, jedenfalls ist die Lage des Tympanohyale ungefähr dieselbe wie die des mutmaßlichen Tympanohyale von *Centetes*. Merkwürdig ist nur noch Leches Angabe, daß das Trommelfell (Pars flaccida) an das Tympanohyale (und auch an das Mastoid-Fortsätzchen) geheftet ist (siehe oben). Dies scheint im Zusammenhang zu stehen mit der Reduktion des hinteren Teils des Squamosum, wodurch die Anheftung der Membrana flaccida auf Mastoid und Tympanohyale übergegangen ist.

Der Facialis verläßt (bei *Erinaceus europaeus*) wie bei *Centetes* den Schädel in einer Rinne des Mastoid; diese wird vorn eingeschlossen durch das Tympanohyale und nach innen durch ein ähnliches kegelförmiges Fortsätzchen, welches vom Mastoid aus nach vorn gerichtet ist und sich manchmal mit seiner Spitze mit der des Tympanohyale vereinigt, wodurch das For. stylomastoideum ganz eingeschlossen wird. Das Hyoid liefert hierdurch einigermaßen eine Zwischenform zwischen dem pro- und opisthotrematischen Zustande. Auch bei *Gymnura* und *Hylomys* sind beide Fortsätzchen vorhanden.

Soricidae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Sorex araneus L. — Das Tympanicum liegt fast horizontal (Fig. 19) und »hat die Gestalt eines nach hinten offenen Ringes, welcher mittels seines inneren freien Schenkels lose verbunden ist mit dem unteren Rande eines kleinen, lamellenförmigen, viereckigen Fortsatzes, der nur mit seiner äußeren Ecke an die vordere, innere Wurzel des Os pteroticum festgewachsen ist; der obere Rand dieser

Lamelle bildet den unteren Rand des Foramen stylomastoideum, der innere Rand grenzt an einen Fortsatz unter der Fenestra rotunda und ihr äußerer Rand an die hintere Spitze der Squama. Die ganze Lamelle bildet ein Dach über, oder besser gesagt unter der Fenestra rotunda, der Fenestra ovalis und der Öffnung für die Arteria meningea media« (Winge, 1878). Dieser auch durch Hyrtl genannte »lamellenförmige Fortsatz« ist direkt mit dem Fortsatze des Mastoid bei *Erinaceus* zu vergleichen, welchem sich ebenfalls der hintere Schenkel des Annulus anlegt; bei *Sorex* legt er sich aber mit seiner Spitze gegen das Petrosum, bei *Erinaceus* nicht immer.

Fig. 19.

Sorex, Frontalschnitt.

Parker beschreibt den Annulus tympanicus als geschlossen, indem sich die beiden Schenkel mit ihren Enden berühren. Ein Meatus osseus fehlt gänzlich.

Die knöcherne Wand der Paukenhöhle ist sehr unvollständig. Die Höhle erstreckt sich wie bei den *Centetidae* und *Erinaceidae* auch vor dem Petrosum, aber hat in diesem Teile im macerierten Schädel gar keine obere Wand, da das Alisphenoid durch ein riesiges Foramen lacerum anterius vom Petrosum getrennt ist; im lebenden Zustande ist dieses Loch durch eine Membran verschlossen. Nach außen wird es durch den hinter dem Proc. postglenoideus gelegenen Teil des Squamosum begrenzt; dieser Teil ist auch hier, wie bei *Erinaceus*, schwach entwickelt, jedoch weniger in der Richtung von vorn nach hinten, als im dorsoventralen Durchmesser, so daß er die Gestalt eines niedrigen, nach hinten gerichteten Fortsatzes des Squamosum besitzt, welcher mit dem hinteren Teil seines inneren Randes den Recessus epitympanicus begrenzen hilft, aber sich sonst nicht an der Bildung der Wand der Paukenhöhle zu beteiligen scheint.

Oben wurde gesagt, daß der lamellenförmige Fortsatz des Mastoid nach innen grenzt an einen Fortsatz des Petrosum unter der Fenestra rotunda; dieser Fortsatz hat die Gestalt einer niedrigen, queren Leiste, aber ist bei *Sorex araneus* nur schmal. Er muß einen Teil der hinteren Wand der Paukenhöhle bilden und ist vielleicht mit dem Proc. tympanicus des Petrosum der *Erinaceidae* zu vergleichen, vielleicht auch entsteht er ausschließlich als Folge der Rinne, welche längs seinem vorderen Rande durch die Carotis ins Promontorium eingeschnitten wird. Caudal von dieser Leiste bleibt ein beträchtlicher Teil der Pars petrosa von der Paukenhöhle unbedeckt.

Weder das Basisphenoid, noch das Alisphenoid entwickeln einen Processus tympanicus. Das Sphenoid beteiligt sich also gar nicht an der Begrenzung der Paukenhöhle und die oben beschriebene Leiste ist das Einzige was von einer ventralen Wand da ist. Eine Öffnung für die Tuba ist demnach nicht zu unterscheiden.

Auch die Öffnung, wodurch die Carotis in die Paukenhöhle eintritt, ist nicht deutlich begrenzt: sie muß zwischen Tympanicum und Petrosum liegen, medial vom oben beschriebenen Fortsatz des letzteren. Nach den Beschreibungen von Otto und Winge verzweigt sich die Carotis innerhalb der Paukenhöhle ebenso wie für *Erinaceus* beschrieben ist; die drei Zweige verlassen aber die Höhle nicht durch eigne Öffnungen: die Carotis interna tritt durch die Membran, welche das For. lacerum anterius schließt, in die Schädelhöhle hinein, der Ramus superior der Art. stapedia durch die Apertura tymp. can. facialis (Foramen spinosum Winge).

b) Die übrigen Arten und Genera. — Die übrigen *Soricidae* weichen nur in untergeordneten Punkten von *Sorex araneus* ab. So finde ich bei *Crocidura caerulea* Kerr den queren Kamm auf dem Petrosum etwas stärker als bei *Sorex araneus* und über die ganze Breite des Petrosum bis zum Basioccipitale sich erstreckend. Hyrtl nennt für »*Sorex myosurus*« eine von der oberen Wand der Paukenhöhle ausgehende Nebenhöhle für den Körper des Malleus und Incus, welcher an der Schädelbasis eine in das Cavum cranii hineinragende Erhabenheit bildet: damit kann wohl nichts andres gemeint sein als der kleine Recessus epitympanicus.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Aus Parkers Beschreibung der Entwicklung von *Sorex vulgaris* (= *araneus*) geht hervor, daß der »lamellenförmige Fortsatz« des Mastoid das obere Ende des Hyoidbogens ist, wie dies vermutlich mit demselben Fortsatz von *Erinaceus* der Fall ist. Beim jüngsten Stadium, von welchem Parker das Hyoid beschreibt, ist das sogenannte »Epihyale« schon am cranialen Ende verknöchert und diese Verknöcherung ist mit dem Petrosum kontinuierlich verbunden: ob sie als Fortsatz des letzteren oder auch selbständig entsteht, ist hieraus also nicht zu schließen.

Das For. stylomastoideum ist eine kleine, runde, ganz durch Knochen eingeschlossene Öffnung. Dieser Unterschied mit *Erinaceus* entsteht dadurch, daß das Tympanohyale, welches die Öffnung nach vorn begrenzt, mit seiner Spitze dem Petrosum anliegt (siehe

S. 431); eine Naht bleibt zwischen beiden sichtbar. Die Öffnung ist demnach, außer durch den genannten Fortsatz, durch das Petrosum mit seinem Kamm und durch das Mastoid eingeschlossen: das Hyoid ist opisthotrematisch in derselben Weise wie dies bei *Echidna* der Fall ist.

Talpidae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Talpa europaea L. — Das Tympanicum (Fig. 20) ist nicht mehr frei, sondern mit der Umgebung verwachsen. Das Trommelfell liegt nach der Regel der *Insectivoren* fast horizontal, sein innerer Rand etwas tiefer als sein äußerer Rand, ist aber bedeckt von einem durch das Tympanicum gebildeten äußeren Gehörgange. Dessen untere Wand verläuft lateralwärts etwas nach oben, bildet also einen sehr kleinen Winkel mit der Fläche des Trommelfells und schließt hiermit einen Recessus meatus ein. Außerdem wird der Gehörgang nach außen hin enger und schließt etwas lateral vom Trommelfelle mit einer kleinen, runden äußeren Gehöröffnung ab. Das Lumen des Gehörganges ist also dorsoventral stark abgeplattet und wird von oben größtenteils durch das Trommelfell, nur nach außen davon auch ein wenig durch eine knöcherne Wand begrenzt, die wahrscheinlich ausschließlich durch die Superficies meatus gebildet wird.

Fig. 20.

Talpa, Frontalschnitt. *b.s.* Basisphenoid.

Obwohl das Tympanicum kein Teil der ventralen Wand der Paukenhöhle ist, bildet es mit den Bestandteilen dieser Wand zusammen eine Bulla. Dabei sind die verschiedenen Teile derart miteinander verwachsen, daß ihre Grenzen größtenteils nicht mehr sichtbar sind. Im Zusammenhang mit der fast horizontalen Lage des Trommelfells ist die Bulla so flach, daß sie nach vorn und hinten beinahe nicht gegen die Umgebung abzugrenzen ist; nur ihre innere Wand ist etwas mehr hervorgehoben und berührt in ihrem vorderen Teile die der gegenüberliegenden Seite. Diese innere Wand ist nichts andres als ein niedriger, aber langer Processus tympanicus des Basisphenoid; eine undeutliche Grenze zwischen diesem und dem Tympanicum bleibt oft sichtbar. Der Fortsatz wäre nach Parker schon im knorpeligen Schädel präformiert, Fischer (1901) nennt ihn aber nicht.

Weil die Paukenhöhle wie bei allen bis jetzt besprochenen *Insectivoren* weit nach vorn liegt (der Recessus epitympanicus befindet

sich in ihrer hinteren äußeren Ecke), wird ihre obere Wand, die im Gegensatz mit den *Soricidae* verknöchert ist, großenteils durch das Sphenoid gebildet. Diese Wand und ebenfalls die Innenfläche des Proc. tympanicus ossis basisphenoidei haben einen feinschwammigen Bau, welcher auch von Hyrtl beschrieben ist. Hagenbachs Aussage aber, daß die Paukenhöhle mit Zellen gefüllt sei, ist insofern nicht ganz richtig, als zwischen diesen Zellen und dem Trommelfell noch ein ziemlich bedeutender offener Raum freibleibt.

Die ganze obere Wand entsteht nach Parkers Darstellung nicht wie bei andern *Insectivoren* vom Alisphenoid, sondern vom Basisphenoid aus: das Alisphenoid liegt mehr oral und lateral und beteiligt sich nicht an der Begrenzung der Paukenhöhle. Letztere entsteht also großenteils als eine pneumatische Aushöhlung in der Seitenwand des Basisphenoid; die innere und untere Wand dieser Aushöhlung ist der Processus tympanicus, die obere Wand das Dach der Paukenhöhle.

Eine vordere und eine Seitenwand kann man an der Paukenhöhle nicht unterscheiden, da der Rand des Trommelfells hier gleich gegen die obere Wand anliegt. Dagegen ist eine ziemlich hohe hintere Wand da, gebildet durch die Pars petrosa, welche sich ohne Vermittlung eines Processus tympanicus gegen das Tympanicum anlegt. Auch ein Teil des Daches der Paukenhöhle wird durch das Petrosum gebildet. Dessen vorderer Rand liegt, ohne ein For. lacerum anterius offen zu lassen, dem Alisphenoid an Winge 1878). Medial vom Petrosum streckt sich der Processus tympanicus des Basisphenoid noch nach hinten aus; zwischen beiden bleibt ein Zwischenraum offen, welcher caudalwärts in Verbindung steht mit Höhlen im schwammigen, geschwollenen Occipitale.

Auch in der vorderen, inneren Ecke der Paukenhöhle über der Tuba-Öffnung ist ein Foramen, wodurch eine Verbindung entsteht mit der Spongiosa des mehr nach vorn gelegenen Alisphenoid. Dieser Knochen ist durch diesen zelligen Bau so aufgeschwollen, daß die Fossa pterygoidea fehlt. Durch alle diese Nebenhöhlen wird die Paukenhöhle wenigstens im trockenen Schädel sehr vergrößert. Nach Hyrtl kommunizieren beide Höhlen jedoch nicht miteinander, wie dies bei *Chrysochloris* der Fall sein soll.

Für die Tuba auditiva ist eine sehr kleine Öffnung bestimmt, gelegen in der vorderen inneren Ecke der Paukenhöhle zwischen Tympanicum, Basi- und Alisphenoid, also an derselben Stelle wie bei *Erinaceus*.

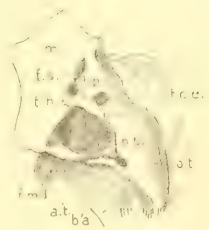
Die Carotis interna tritt durch ein ringsum geschlossenes For. caroticum posterius auf der Grenze des Tympanicum und desjenigen Teils des Petrosum, welcher wie bei *Soricidae* hinter dem Tympanicum gelegen ist und durch diesen Knochen nicht bedeckt wird. Die Verzweigungen der Carotis sind in der Paukenhöhle ganz in Knochenkanälen eingeschlossen. Ihr Verlauf wurde zuerst durch Otto beschrieben, später noch durch Hyrtl, Winge u. a. Nach den Beschreibungen des letzteren gibt die Carotis in der Paukenhöhle die Art. stapedia ab und tritt selbst in die Schädelhöhle hinein durch eine Öffnung in der vorderen Spitze des Perioticum; die Art. stapedia verläßt die Paukenhöhle durch ein Foramen, welches »nach außen von der Wurzel der äußeren Ampulle« liegt und kommt so in die Schädelhöhle: hier teilt sie sich dann erst in Art. maxillaris interna und Art. meningea media (Ramus inferior und superior, Tandler), von welchen die erstere in einer Rinne der Ala magna nach vorn verläuft, um hinter dem Foramen ovale wieder auf die Außenfläche des Schädels zu gelangen. Dieser Unterschied von *Erinaceus* (wo der Ramus inferior ganz außerhalb der Schädelhöhle bleibt) ist nach Tandler zu erklären »durch die Modification des Keilbeines, das an der Bildung der oberen und vorderen Paukenhöhlenwand betheiligt ist«. Da aber letzteres auch bei *Erinaceus* der Fall ist, ist diese Erklärung nicht ausreichend. Vielleicht kann eine andre Erklärung gesucht werden im Zusammenhang mit der oben besprochenen Art des Entstehens der oberen Wand der Paukenhöhle: das Alisphenoid von *Erinaceus* ist, vielleicht mit einem *Soricidae*-artigen Zwischenstadium, durch das Basisphenoid ersetzt, welches nun eine andre Lage bezüglich der Arterie einnimmt. Die Verknöcherung dieses Teils des Sphenoid des Säugetierschädels ist übrigens noch wenig bekannt.

b) Die übrigen Genera. — Nicht alle *Talpidae* sind so spezialisiert wie *Talpa europaea*. Zwar stimmen alle durch den Besitz von Proc. tympanici des Basisphenoid, die sich in der Medianlinie berühren, überein, und unterscheiden sich hierin also von den verwandten *Soricidae*. Was das Tympanicum anbelangt, bestehen aber wichtige Unterschiede.

Zu den am wenigsten differenzierten gehören, zu urteilen nach den Abbildungen von True (1897), *Parascalops breweri* Bachm. (= *americanus* Bartram) und *Neürotrichus gibbsi* Baird: bei diesen bleibt das Tympanicum frei und ohne oder höchstens mit einer dem von *Erinaceus* ähnlichen Anlage eines äußeren Gehörganges; das

Trommelfell liegt wie bei *Talpa* fast, aber nicht vollkommen horizontal. Denselben Zustand finde ich bei *Urotrichus talpoïdes* Temm. und bei einem jungen Schädel von *Myogale moschata* Pall. Bei diesem Schädel, an welchem die Zusammensetzung der Bulla gut zu beobachten ist (Fig. 21), erinnert die ganze Tympanalgegend, wie zu erwarten war, stark an *Erinaceus*: das Tympanicum liegt fast horizontal und hat einen sehr kurzen Gehörgang (wie *Erinaceus*); der Proc. tympanicus des Petrosum ist stärker als bei *Erinaceus* und hat einen weiten Einschnitt für die Carotis; der Proc. tympanicus des Basisphenoid geht nach vorn über in den des Alisphenoid, nach oben in das Dach des vorderen Teils der Paukenhöhle, welcher im Gegensatz zu *Talpa* glatt und nicht zellig ist; diese Fortsätze des Sphenoid sind stark ausgehöhlt mit einer nach vorn gerichteten Ausbuchtung und berühren sich längs der Medianlinie des Schädels; das Squamosum beteiligt sich nicht mittels eines Proc. tympanicus an der Wand der Paukenhöhle; das Orificium tubae liegt in einer durch das Tympanicum geschlossenen Grube zwischen den beiden Fortsätzen des Sphenoid. Bei der erwachsenen *M. moschata* sind nach Dobson die »Bullae tympanicae« gut entwickelt; aus seiner Fig. 1*a* auf Taf. XX ergibt sich aber, daß der Zustand nicht von dem des jungen Tieres verschieden ist; mit andern Worten: das Tympanicum bleibt halbringförmig und frei vom Schädel, so wie ich es in der Tat bei erwachsenen Schädeln von *M. moschata* und *pyrenaïca* antreffe.

Fig. 21.



Myogale moschata Pall., juv., Ventralansicht. *a.t.* Annulus tympanicus; *b.a.*, *b.b.*, *b.p.* Proc. tympanici von Alisphenoid, Basisphenoid und Petrosum; *f.c.c.* For. caroticum post.; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Manubrium; *o.t.* Orificium tubae; *t.h.* Tympanohyale.

Nach den Abbildungen von True u. a. weicht *Condylura cristata* nur dadurch von den genannten Arten ab, daß das Tympanicum mit dem Rande der Bulla verwachsen ist.

Talpa, *Scalops* und *Scapanus* schließlich stimmen überein durch den Besitz eines längeren Gehörganges, welcher nach Trues Abbildungen bei den beiden letzten Genera gewöhnlich mit einer kleineren Öffnung endigt als bei *Talpa europaea*. Nach Dobson wird die Bulla gebildet »externally by the expanded tympanic bones, and internally by horizontal processes of the basioccipital and basisphenoid«. Diese Bemerkung ist, wie aus der Beschreibung von *Talpa* hervorgeht, unrichtig, da das Basioccipitale sich nicht an der Bildung der Bulla beteiligt.

Mivart (1868) teilte die *Talpidae* in zwei Unterfamilien, die *Talpinae* und die *Myogalinae*, neben anderm nach dem Vorkommen oder Fehlen der Fossa pterygoidea. Da das Verschwinden dieser Grube verursacht wird durch die oben beschriebene Höhle im Alisphenoid, muß diese bei allen *Talpinae* existieren; Hyrtl nennt sie denn auch für *Condylura* und *Scalops*, bei welchem letztgenannten Genus sie sich bis in das Palatinum fortsetzen soll. Doch scheint die Grenze nicht scharf zu sein und auch bei den *Myogalinae* die genannte Höhle nicht immer zu fehlen; True erwähnt wenigstens, daß auch bei *Neurotrichus* die Pterygoidgegend des Schädels angeschwollen ist und nach Dobson seien sogar bei allen *Talpidae*, ausgenommen *Myogale* und unvollständig bei *Urotrichus*, die Pterygoidfossae durch zelliges Knochengewebe ausgefüllt; es diene nach ihm »to strengthen this part of the skull, wich is much exposed to severe strains when the animal is using its muzzle in its underground explorations for food«.

Im Gegensatz zu *Talpa* ist bei *Scalops* und *Condylura* die innere Oberfläche der Paukenhöhle nicht »feinzellig«, aber »nur in der Nähe des Schneckenfensters mit dünnen, knöchernen Spangen durchzogen« (Hyrtl). Auch bei *Urotrichus* bestehen nur einzelne größere Leisten.

Der Arterienverlauf ist nach Hyrtl bei *Scalops*, *Condylura* und *Myogale* wie bei *Talpa*, abgesehen davon, daß die Blutgefäße bei *Myogale* nicht in Knochenkanälen eingeschlossen sind. Gegen letzteres muß ich Widerspruch erheben: bei *Myogale moschata* finde ich geschlossene Knochenkanäle sowohl für Carotis interna wie für Arteria stapedia; der für die letztere Arterie bestimmte ändert sich jedoch auf der Grenze von Petrosum und Alisphenoid wieder in eine offene Rinne, welche dann zwischen Tympanicum und Alisphenoid, lateral vom For. ovale, die Paukenhöhle verläßt; die Arteria stapedia tritt also nicht wie bei *Talpa* in die Schädelhöhle hinein.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der lamellenförmige Fortsatz des Mastoid der *Soricidae* ist bei *Talpa europaea* nicht deutlich: er ist »falls anwesend, verschmolzen mit dem umliegenden Knochen« (Winge 1878). Bei *Myogale pyrenaïca* und besonders *moschata* (juv.) ist er durch das Fehlen eines äußeren Gehörganges deutlicher (Fig. 21 [1]).

[1] In dieser Figur ist er scheinbar auch proximal vom Perioticum durch eine Naht getrennt: innerhalb des For. stylomastoideum ist er jedoch damit vereinigt.

Daß er auch bei *Talpa europaea* wirklich vorhanden ist, geht aus dem durch Parker beschriebenen Jugendstadium hervor, wo das »epihyale« (»laterohyale« in der Beschreibung von Fischer, 1901) verknöchert ist und zusammenhängt mit dem Perioticum; eine eigne Verknöcherung hat Parker hier ebensowenig wie bei den Repräsentanten der vorigen Familien gefunden; das Stylohyale ist durch ein kurzes Ligament an ihm befestigt.

Der Facialis ist bei *Talpa europaea*, ebenso wie die Arterien der Paukenhöhle, in einer Knochenröhre eingeschlossen; das Foramen stylomastoideum hat ungefähr dieselbe Lage wie bei den Spitzmäusen (Winge) und zwar nach Parkers Beschreibung auch hier hinter dem verknöcherten »Epihyale«, wie es auch bei *Myogale pyrenaïca* und *moschata* in der Tat der Fall ist. Indem auch hier das Tympanohyale mit seiner Spitze das Petrosum berührt, ist das Foramen stylomastoideum ringsum eingeschlossen und das Hyoid opisthotrematisch. Hinter dem For. stylomastoideum beschreibt Winge bei *Talpa* eine kleine rinnenförmige Vertiefung, in deren Boden ein Foramen gefunden wird. Auch bei den *Myogale*-Arten ist diese Rinne vorhanden (Fig. 21; bei *pyrenaica* verläuft sie selbst bis an das Foramen jugulare. Bei *M. moschata* juv. führt die genannte Öffnung durch einen kurzen Kanal zu dem For. jugulare.

Chrysochloridae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Chrysochloris aurea Pall. — *Chrysochloris* besitzt eine stark hervorvorragende Bulla (Fig. 22). Die Knochen des erwachsenen Schädels sind noch mehr verwachsen als bei *Talpa*, aber die Zusammensetzung der Bulla wird deutlich durch Vergleichung mit diesem letzten Genus, mit dem sie in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt, was auch Winge (1878, S. 143) für den ganzen Schädel bemerkt.

Fig. 22.

Chrysochloris, Frontalschnitt. *b.s.* Basisphenoid.

Das Trommelfell hat eine etwas größere Inclination als bei *Talpa*, wodurch auch die untere Wand des äußeren Gehörganges mehr nach oben verläuft; übrigens besteht zwischen den Gehörgängen der beiden Genera kein Unterschied, außer daß bei *Chrysochloris* die untere Wand mehr konvex ist.

Wahrscheinlich ist die Ursache der mehr aufgerichteten Lage des Trommelfells zu suchen in der Anschwellung der Wand der Paukenhöhle. Diese bildet mit dem Gehörgange zusammen eine Bulla, doch sind beide äußerlich durch eine Rinne voneinander zu unterscheiden. Soweit die Bulla die Begrenzung der Paukenhöhle bildet, besteht sie augenscheinlich aus nur zwei Knochen: Basisphenoid und Petrosum. Das Basisphenoid bildet beiderseits einen Processus tympanicus, welcher höher ist als bei *Talpa*. Die beiden Processus tympanici sind durch einen flachen Teil des Basisphenoid getrennt. Nach hinten erstrecken sie sich bis längs dem Basioccipitale, hiervon teilweise getrennt durch die For. lacera posteriora. Die hintere Wand der Bulla wird gebildet durch eine Leiste auf dem Petrosum, dessen medialer Rand sich dem hinteren Ende des Proc. tympanicus des Basisphenoid anschließt.

Über das Innere der Paukenhöhle läßt sich folgendes bemerken. Hyrtl erwähnt, daß die Paukenhöhle (wie bei *Scalops* und *Condylura*) nur in der Nähe der Fenestra rotunda dünne Knochenbälkchen besitzt. Jedoch ist auch der Processus tympanicus des Basisphenoid innerlich mit einer schwammigen Knochenlage bedeckt, welche aber eine viel geringere Entwicklung hat als bei *Talpa* und die Konkavität des Fortsatzes großenteils frei läßt. Nach Winge verhalten sich die Nebenhöhlen in der Diploë von Sphenoid und Occipitale wie bei *Talpa*: Hyrtl gibt jedoch als Eigentümlichkeit für *Chrysochloris* an, daß die beiden Paukenhöhlen miteinander kommunizieren: »Bei aufmerksamer Untersuchung der Pauckenhöhlen, nach Wegnahme der Bullae, überzeugt man sich, daß jede Pauckenhöhle durch eine leicht zu findende Öffnung nach innen und vorne mit dem Sinus des Keilbeinkörpers in Verbindung steht, und dieser somit ein Verbindungsglied beider Cava tympani abgibt.«

Am Schädel von *Chrysochloris aurea* springt sofort ins Auge eine blasenförmige Ausbauchung der Wand im hinteren Teile der Schläfengrube, also vor dem Processus zygomaticus. Sie wird nach einer Mitteilung von Hyrtl, welche ich bestätigen kann, gebildet durch eine von der oberen Wand der Paukenhöhle ausgehende Nebenhöhle für den excessiv entwickelten Kopf des Malleus und den Körper des Incus. Der erstere füllt sie fast ganz aus: man muß die Höhle demnach als einen riesigen Recessus epitympanicus betrachten. Ihre Wand wäre nach Hyrtl nicht vom Squamosum gebildet, sondern »vom großen Keilbeinflügel, durch Divergenz seiner äußeren und inneren Lamelle«. Worauf diese Mit-

teilung beruht, weiß ich nicht, da wenigstens bei dem von Hyrtl abgebildeten Schädel die Nähte ebenso sehr unsichtbar sind wie bei dem von mir untersuchten. Hyrtl hat aber auch junge Individuen gehabt und kann hieran die Grenzen beobachtet haben; es scheint mir aber beim Vergleich mit *Talpa* sehr wahrscheinlich, daß die Ausbauchung durch das Squamosum gebildet wird, und der Recessus demnach der Regel gemäß zwischen Squamosum und Perioticum liegt.

Die Öffnung für die Tuba liegt vorn in der Bulla. Von da aus verläuft eine medialwärts gerichtete Rinne, gelegen in der Vorderwand der Bulla, offenbar zur Aufnahme der Tuba selbst bestimmt.

Das For. caroticum post. liegt an derselben Stelle wie bei *Talpa*, hinten in der Bulla. Die Arterien verlaufen in der Paukenhöhle nach Hyrtl und Winge ungefähr wie es bei *Talpa* der Fall ist und ebenfalls in geschlossenen Kanälen.

b) Die übrigen Arten. — Die Ausbuchtung in der Schläfengrube ist nach Dobson:

groß bei *C. aurea* Pall.,

klein bei *C. villosa* Smith und *trevelyani* Günther,

nicht vorhanden bei *C. rutilans* Wagner und *obtusirostris* Peters.

Die Arten des letzteren Typus sind schon durch Pomel (1848) als *Amblysomus*, durch Mivart (1868) als *Chalcochloris* unterschieden.

Als weiterer Unterschied gibt Dobson noch an, daß die Bulla äußerlich glatt sein kann (*C. rutilans*) oder mit Leisten (*C. aurea*, *villosa*, *trevelyani*). Bei *C. aurea* finde ich die Bulla vollkommen glatt, der oben beschriebenen Grube zwischen Tympanicum und Basisphenoid ausgenommen, welche natürlich zur Folge hat, daß an ihren beiden Seiten die Bulla ein wenig vorragt. Wahrscheinlich meint Dobson dies mit seinen »Leisten«; die Rinne fehle dann bei *rutilans* und die Bulla von *Amblysomus* zeige also darin, wie auch im Fehlen der Ausbuchtung der Schläfengrube, eine Annäherung an *Talpa*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das mutmaßliche Tympanohyale ist nicht zu unterscheiden, und somit, falls es besteht, mit der Umgebung verwachsen.

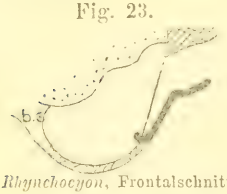
Das sehr kleine For. stylomastoideum liegt (bei *C. aurea*) ungefähr an derselben Stelle wie bei *Talpa*, nur infolge der Verkürzung und Verbreiterung des Schädels etwas mehr nach innen in Vergleichung zur äußeren Gehöröffnung.

Macroscelididae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Rhynchocyon cirnei Peters. — Als Vertreter der *Menotyphla* hat *Rhynchocyon* eine große, stark geschwollene Bulla (Fig. 23). Sie berührt fast die der andern Seite. Sie ist am längsten in einer Richtung von hinten außen nach innen vorn, wird nach außen plötzlich niedriger und geht hier über in einen ziemlich langen, zylindrischen, ringsum geschlossenen äußeren Gehörgang, welcher eingefügt ist zwischen Proc. postglenoideus und Proc. mastoideus (durch das Fehlen der Nähte kann ich nicht sicher entscheiden, ob dieser letztere Fortsatz nicht ein Proc. posttympanicus ist; wahrscheinlich ist dies aber nicht der Fall). Der Gehörgang verläuft erst transversal, ist dann aber nach hinten umgebogen, so daß der letzte Teil schräg nach hinten gerichtet ist. Er wird noch verlängert durch drei accessorische Knöchelchen, zu vergleichen mit denen einiger Nagetiere (Peters, 1852, S. 103).

Fig. 23.



Rhynchocyon, Frontalschnitt. *b.s.* Basisphenoid.

In dieser Form von Bulla und Gehörgang zeigt *Rhynchocyon* demnach große Unterschiede mit den bis jetzt besprochenen *Insectivoren*. Seine *Insectivoren*-Natur verrät er aber dadurch, daß an der Bildung der Bulla auch das Sphenoid und das Petrosum sich beteiligen, wie es auch Peters (1852) beobachtet hat. Auch ist ein Processus entoglenoideus des Squamosum vorhanden, aber dieser ist klein und beteiligt sich auch wahrscheinlich nicht oder wenig an der Begrenzung der Paukenhöhle.

Sphenoid und Petrosum bilden zusammen die Basis der Bulla. Das Sphenoid hat hier eine Anschwellung, welche die vordere und die vordere innere Wand der Paukenhöhle bilden hilft und durch einen Einschnitt für die Tuba auditiva in zwei Teile getrennt ist, welche hierdurch und auch übrigens in der Lage übereinstimmen mit den Processus tympanici von Alisphenoid und Basisphenoid, wie z. B. *Erinaceus* sie besitzt. Vom Reste der Bulla sind sie durch deutliche Nähte getrennt.

Ungeachtet dieser Übereinstimmung mit *Erinaceus* ist, wenn man Parker glauben darf, der Ursprung ein etwas andrer: beide Teile entstehen nämlich aus dem Alisphenoid, bevor dieses mit dem Basisphenoid verwachsen ist. Nach Parkers Beschreibung

des Schädels eines Embryos von *Rhynchocyon cirnei* gibt es nämlich kein Processus tympanicus des Basisphenoid, aber wohl »a large tympanic ala growing from the hinder and under part of the alisphenoid; in form this hollow growth is like an ordinary tympanic annulus, being crescentic, and having a wide convex face and a ragged opening looking outwards«. Aus den Abbildungen geht hervor, daß dieser Auswuchs einen Einschnitt bildet für die Tuba, und die beiden an beiden Seiten dieses Einschnittes befindlichen Hälften des Forsatzes übereinstimmen mit den später ebenfalls an beiden Seiten der Tubengrube gelegenen Anschwellungen des Sphenoid.

Hinter dem Sphenoid schließt sich gleich das Petrosum an, um den hinteren Teil der Basis der Bulla zu bilden. Sein außen sichtbarer Teil bildet nämlich ein längliches Viereck, welches mit einer seiner langen Seiten an das Basioccipitale grenzt (hinten durch das kleine Foramen jugulare von ihm getrennt); nach vorn stößt es gegen die Anschwellung des Sphenoid; nach unten gegen den übrigen Teil der Bulla, nach hinten gegen das Exoccipitale und das Mastoid; außer vom letzteren ist es ringsum deutlich durch Nähte abgegrenzt. Da ich nicht in der Gelegenheit war das Innere der Paukenhöhle zu untersuchen, weiß ich nicht ob dieser Teil des Petrosum wie bei *Erinaceus* und *Gymnura* die Gestalt einer Leiste hat, oder nichts andres ist als die hintere Wand des Promontorium selbst, welches dann, wie bei *Talpa*, hinter der Bulla zutage tritt. Ich vermute das letztere, zuerst weil Parker bei der Beschreibung seines Embryos einen solchen Kamm nicht erwähnt und ihn auch nicht abbildet und ferner wegen der Lage des For. caroticum posterius. Jedoch gibt Peters an, daß die Paukenhöhle durch das Petrosum vergrößert wird, was wieder auf eine Anschwellung dieses Knochens weist.

Der übrige, größere Teil der Bulla ist von den obengenannten Bestandteilen überall abgegrenzt. Er ist es, der *Rhynchocyon* von den bis jetzt beschriebenen *Insectivoren* unterscheidet, und zwar dadurch, daß an seiner Bildung sich ein selbständiges Entotympanicum beteiligt. Leider ist Parker 1886[1], welcher dieses bei dem einzigen Embryo, welchen er hatte, beschreibt, hierin äußerst kurz und ist außerdem seine Figur (Taf. 36, Fig. 2) nicht in Übereinstimmung mit seiner Beschreibung. Diese lautet: »The cartilage of the Eustachian tube is large, as in Marsupials, and as in Marsupials, behind and outside it, but inside the proper thick annulus,

there is a thin crescentic ‚os bullae' (o. b.), exactly as in young Marsupials; the annulus thickens in front, just where it lies under the front crus of the os bullae« (l. c., S. 244). In der Figur sind aber zwei mit o. b. bezeichnete halbmondförmige Skelettstücke dargestellt, welche einander umfassen. Nur das laterale stimmt in seiner Lage hinsichtlich der Tuba und des Annulus mit der Beschreibung überein und ist also unzweifelhaft das von PARKER gemeinte Os bullae. Das andre Skelettstück liegt zwischen Basioccipitale und Foramen jugulare nach innen, Proc. tympanicus des Sphenoid nach vorn und Os bullae nach außen, also genau wie der durch das Petrosum gebildete Teil der Bulla beim erwachsenen Tiere; dieser Halbmond ist also so gut wie sicher ein Teil des Petrosum und durch PARKER irrtümlicherweise mit o. b. angedeutet und weiß gelassen (wie alle Deckknochen in seinen Abbildungen, während das Petrosum als primärer Knochen gelb gefärbt hätte sein sollen). PARKER bildet kein For. caroticum post. ab, was die Sache sofort entschieden hätte.

Das Ergebnis ist demnach, daß der nach außen von Petrosum und Sphenoid gelegene Teil der Bulla des erwachsenen Tieres nebst dem äußeren Gehörgange durch Os bullae und Tympanicum zusammen gebildet werden. Inwiefern diese beiden Bestandteile sich daran beteiligen, ist nicht bekannt. Selbst ist es möglich, daß nur das Entotympanicum Bulla und Gehörgang bildet und der Annulus lose innerhalb derselben liegen bleibt (vgl. *Tupaja*); ich konnte das nicht beobachten, da ich den Schädel nicht beschädigen konnte; wahrscheinlich ist es aber nicht, namentlich bei Vergleichung mit *Macroscelides*.

PARKER (1885) vermutet, daß das Entotympanicum nicht knorpelig präformiert ist, gibt aber für diese Vermutung keine Gründe an.

Das Orificium tubae liegt, wie schon mitgeteilt wurde, zwischen den beiden Fortsätzen des Sphenoid an der einen, und der übrigen Bulla an der andern Seite. Für die Tuba selbst verläuft von ihm aus nach vorn und innen eine schwache Rinne im Sphenoid.

Das For. caroticum posterius liegt in der Naht zwischen Petrosum und Os bullae. Über den Verlauf der Arterien in der Paukenhöhle sind mir keine Angaben bekannt.

b) Die übrigen Macroscelididae. — *Rhynchocyon chrysopygus* Gthr. weicht von *R. cirnei* nicht bedeutend ab. Auch *Petrodromus tetradactylus* Peters stimmt im wesentlichen mit *Rhynchocyon* überein. Der Gehörgang ist kürzer, aber namentlich weiter. Der

Proc. tympanicus des Sphenoid ist, soweit es den Teil lateral von der Tuba betrifft, groß und deutlich geschwollen, der mediale Teil ist sehr klein. Die Bullae sind daher auch viel mehr voneinander entfernt als es bei *Rhynchocyon* der Fall ist. Der Fortsatz hinter dem Gehörgang gehört hier sicher zu dem Mastoid und ist kein Proc. posttympanicus. Das For. caroticum posterius liegt nicht auf der Grenze von Petrosum und Bulla, sondern ist in das Petrosum selbst eingesunken. Wahrscheinlich sind die Arterien also wie bei *Talpa* von Knochenröhren umgeben.

Der äußere Gehörgang von *Macroscelides typus* Smith ist noch viel weiter und äußerlich durch eine Grube von der Bulla getrennt. Die Bullae sind außerordentlich groß und berühren einander fast. Sie haben dieselbe Zusammensetzung wie bei *Petrodromus* und verdanken ihre Größe der Aufblähung des Processus tympanicus des Alisphenoid, während derselbe vom Basisphenoid beinahe fehlt; der Processus tympanicus des Petrosum ist hier deutlich als ein Kamm vorhanden. Der Sulcus tympanicus wird von einer etwas nach innen vorragenden Leiste getragen; ein freier Annulus ist aber nicht da. Es gibt außer der großen Bulla noch große Höhlen, die oben und hinten mit der Paukenhöhle kommunizieren und sich über den ganzen hinteren Teil des Schädels (Squamosum, Parietale, Mastoid) erstrecken. Sie verursachen eine Ausbuchtung zu beiden Seiten des Hinterkopfes, welche so groß ist, daß sie sich der andern Seite bis auf eine relativ kleine Entfernung nähert. Mivart bemerkt, daß diese Anschwellung des Schädels nicht bei allen *Macroscelides*-Arten vorkommt; ich vermisse sie z. B. bei *M. edwardsi*, *intufi* und *rozeti*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Namentlich infolge des äußeren Gehörganges ist nicht zu entscheiden, ob ein mit den *Erinaceidae* übereinstimmendes Tympanohyale anwesend ist. Das For. stylomastoideum liegt zwischen äußerem Gehörgange und dem (mutmaßlichen) Processus mastoideus.

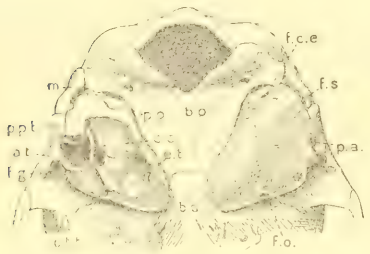
Tupajidae.

Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

a) Tupaja javanica Horsf. — Bulla und Gehörgang (Fig. 24) sind äußerlich denen von *Rhynchocyon* ähnlich: die erstere ist groß, der letztere ist sehr kurz (viel kürzer als bei *Rhynchocyon*), liegt

zwischen den sehr kleinen Processus postglenoideus und posttympanicus und ist nach oben wahrscheinlich nur durch das Squamosum verschlossen. Sie haben aber eine ganz andre Zusammensetzung als bei den *Macroscelididae*: das Tympanicum beteiligt sich nicht daran: »Cladobates [= *Tupaja*] hat nämlich etwas, das wie ein doppeltes Tympanicum aussieht: das Trommelfell wird getragen von einem dünnen ringförmigen Knochen, der dem ringförmigen Tympanicum der niederen Säugetiere ähnlich ist und großenteils frei in der übrigens ganz normalen Bulla liegt, nur mittels einer Membran, welche von der Außenseite des Ringes ausgeht, an ihre Wand befestigt« (Winge, 1892, S. 43). Hierin besteht also, wie auch Winge bemerkt, Übereinstimmung mit den *Prosimiae* von Madagaskar. Winge sagt dann, man könne daran denken, eine Vergleichung mit den *Carnivoren* anzustellen, welche eine doppelte Verknöcherung in der Bulla haben, wie auch Parker (1885, S. 173 und 183) *Tupaja* und *Rhynchocyon* mit *Felis* vergleicht, und fährt weiter fort: »Aber der Zustand ist doch vielleicht ein andrer; die Sache ist vielleicht nur, daß der Annulus tympanicus, die Leiste der inneren Wand des Tympanicum, an welche das Trommelfell befestigt ist, besonders stark erhaben und nachher frei geworden ist vom übrigen Teile des Tympanicum, womit er nun nur mittels einer Membran in Verbindung steht.« Diese Erklärung scheint mir sehr unwahrscheinlich, besonders in Bezug auf die Entwicklung bei *Rhynchocyon* und die bei den *Lemuriden*. Eine neugeborene *Tupaja* gab mir diesbezüglich keine weitere Aufklärung: die Bulla bestand hier nur erst aus einem schmalen Bindegewebsstreifen zwischen Gehörkapsel und Annulus gelegen (Fig. 1).

Fig. 24.



Tupaja javanica Horsf., Ventralansicht. Vergr. 2. Linkerseits ist die Bulla geöffnet. *a.t.* Annulus tympanicus; *b.* Bulla; *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *c.c.* Canalis caroticus; *e.t.* Entotympanicum; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.g.* For. postglenoideum; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *o.t.t.* Ostium tympanicum tubae; *p.a.* Porus acusticus ext.; *p.p.* Pars petrosa; *p.p.t.* Proc. posttympanicus.

Von den *Lemuriden* unterscheidet sich *Tupaja javanica* dadurch, daß der Annulus der Wand der Bulla unmittelbar anliegt, und zweitens, und dies ist von größerer Bedeutung, daß letztere ein selbständiger Knochen, mithin ein Entotympanicum, ist; bei einem jungen Schädel finde ich es überall vom Petrosum durch eine Naht

getrennt Fig. 25. Das Petrosum ist äußerlich nur eben sichtbar hinter der Bulla, zwischen dieser und dem Exoccipitale und längs einem sehr schmalen Streifen auch zwischen Bulla und Basioccipitale. Nach vorn bildet die Bulla eine starke Ausbuchtung, wodurch sie sich längs dem Basisphenoid und über das Alisphenoid erstreckt, wobei das Foramen ovale großenteils bedeckt wird. Proc. tympanici werden weder durch das Basi-, noch durch das Alisphenoid gebildet: die Bulla besteht ausschließlich aus dem Entotympanicum.

Fig. 25.

Tupajidae, Frontalschnitte, *A. Tupaja*, *B. Ptilocercus*.

Die nach vorn gerichtete Verlängerung der Bulla wird auch dorsal durch das Entotympanicum begrenzt, indem dessen Rand nach innen umgelegt ist und gegen das Petrosum stößt. Sie bildet also eine nach vorn gerichtete Ausbuchtung der Paukenhöhle, welche nach hinten teilweise begrenzt wird durch eine niedrige, nach außen durch eine hohe, vertikale, von der Bullawand in die Paukenhöhle hervorragende Leiste (s. Fig. 24). Diese Leisten sind wahrscheinlich die Ursache, daß Hyrtl (1845) die Paukenhöhle von *Tupaja* »großzellig« nennt (im Gegensatz mit der »feinzelligen« von *Talpa*), während die größte beider die »eigentümliche Zwischenwand« ist, von welcher Winge (1892, S. 44) spricht. Der hintere Rand dieses Septums erstreckt sich nicht weiter als ungefähr bis zum vorderen Schenkel des Annulus. Es teilt die Paukenhöhle unvollständig in eine mediale und eine laterale Abteilung, welche letztere die eigentliche Paukenhöhle ist. Die Bulla bildet auch die Wand dieses Teiles und setzt sich auch vorbei dem Annulus nach außen fort, wo sie einen Recessus meatus und den kurzen zylindrischen Gehörgang bildet. Als letzte Erinnerung an niedere *Insectivoren* beteiligt sich noch das Alisphenoid an der Begrenzung der Paukenhöhle; es bildet einen kleinen Teil der cranialen Wand, lateral vom Septum und vor dem Tegmen tympani.

Die kleine Öffnung für die Tuba liegt unmittelbar lateral vom Septum und durchbohrt die Bullawand.

Hyrtl, über die Nebenhöhle für Incus und Malleus bei *Chrysochloris* (s. S. 442) sprechend, sagt: »Bei Cladobates javanicus findet sie sich ebenfalls, aber von kleineren Dimensionen.« Ich finde nicht mehr als einen gewöhnlichen Recessus.

Ein For. caroticum post. liegt wie bei *Rhynchocyon* hinten zwischen Petrosum und Bulla. Nach Hyrtls Beschreibung gibt die Carotis in der Paukenhöhle die Arteria stapedia ab; beide Arterien verlaufen in durch Knochenwände eingeschlossenen Kanälen: »Der für die Carotis interna bestimmte Kanal hört am Scheitel des Promontoriums . . . . bei Tupaja javanica und ferruginea auf, und setzt sich nur als Halbkanal zur oberen Wand der Trommelhöhle fort.«

Beide Knochenkanäle finde ich (bei *T. javanica*) auch. Der für die Carotis ist aber fast ganz geschlossen, verläuft längs dem Promontorium nach vorn und verschwindet zwischen diesem und dem hinteren Rande des Septum.

b) Ptilocercus lowi Gray. Die Bulla (Fig. 25) ist kleiner und schmäler als bei *Tupaja javanica* und hat die Gestalt eines breiten Halbringes, welcher mit seinem inneren Rande das Petrosum berührt. Von diesem ist sie durch eine Naht getrennt. Sie bildet einen Recessus meatus, aber ein zylindrischer Gehörgang fehlt (auch in der von Mivart, 1867, gegebenen Abbildung ist dies der Fall). Das Petrosum ist nicht hinter der Bulla, aber wohl zwischen dieser und dem Basioccipitale sichtbar, was auch Mivart erwähnt. Der Annulus liegt wie bei *Tupaja* frei in der Bulla (F. Major, 1899) und der Wand an. Indem die Aufblähung der Bulla fehlt, fehlen auch die Septa von *Tupaja*, und ist der innere Rand des Entotympanicum nicht nach innen umgelegt. *Ptilocercus* zeigt also einen ursprünglicheren Zustand des Entotympanicum als *Tupaja*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Ein Tympanohyale kann ich am Schädel von *Tupaja* nicht unterscheiden. Das For. stylomastoideum liegt zwischen Bulla und Mastoid, an dem vorderen Ende der schmalen Rinne, welche diese beiden trennt. Bei *Ptilocercus* scheint dieses Foramen nach vorn begrenzt zu werden durch ein mit dem Tympanohyale der andern *Insectivoren* übereinstimmendes Fortsätzchen.

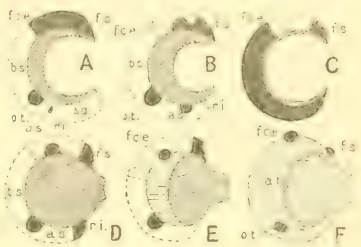
Zusammenfassung.

Parker (1886[b]) nennt viele Punkte von Übereinstimmung zwischen dem Schädel der *Insectivoren* und dem der *Marsupialia*. Was die Paukenhöhle anbelangt, bestehen in der Tat solche Punkte, wenn sie vielleicht auch mehr die Folge sind von Konvergenz als von Blutverwandtschaft. Zu diesen Punkten von Übereinstimmung gehört erstens die große Zahl der Knochen, welche sich an der

Begrenzung der Paukenhöhle beteiligen können, und ferner die Tatsache, daß das Tympanicum wohl einen äußeren Gehörgang bilden kann, von der Begrenzung der Paukenhöhle aber ausgeschlossen ist.

In der Wand der Paukenhöhle können, außer dem Petrosum, liegen: Squamosum, Alisphenoid, Entotympanicum und als Abweichung von den *Marsupialia*, das Basisphenoid (s. Fig. 26). Dieses letztere bildet meistens einen Processus tympanicus, welcher die innere Wand der Paukenhöhle bildet und für *Insectivoren* besonders charakteristisch ist. Im Anschluß hieran ist die Paukenhöhle nach vorn längs dem Alisphenoid verlängert, welches also ihre dorsale Wand bildet und manchmal auch die vordere Wand mittels eines Processus tympanicus, welcher aber im Vergleich mit den *Marsupialia* meistens sehr in den Hintergrund getreten ist. Zwischen diesem Fortsatz und dem des Basisphenoid verläßt die Tuba durch eine Rinne die Paukenhöhle.

Fig. 26.



Schemata für die Zusammensetzung der Paukenhöhlenwand bei den *Insectivoren*: A. die meisten *Centetidae*, B. *Erinaceidae*, C. *Soricidae*, D. *Talpidae*, E. *Macroscelididae*, F. *Tupajidae*; alle Figuren stellen schematisierte Ventralansichten dar. Das Tympanicum ist kreuzweise, das Entotympanicum einfach gestrichelt, das Petrosum getüpfelt, Sphenoid und Squamosum sind weiß, Öffnungen und nicht verknöcherte Teile schwarz. *a.s.* Proc. tympanicus des Alisphenoid; *a.t.* Annulus tympanicus; *b.s.* Proc. tympanicus des Basisphenoid; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.s.* For. stylomastoideum; *o.t.* Orificium tubae; *r.i.* Öffnung für den Ramus inferior art. stapediae; *s.q.* Proc. tympanicus des Squamosum.

Merkwürdig sind nun die Angaben von Parker, nach denen bei *Rhynchocyon* die Anschwellung, welche scheinbar mit dem Proc. tympanicus des Basisphenoid übereinstimmt, vom Alisphenoid aus verknöchert, während umgekehrt bei *Talpa* die obere Wand der Paukenhöhle, die sonst durch das Alisphenoid gebildet wird, aus dem Basisphenoid entsteht. Bei *Erinaceus* und *Centetes* entsteht die eine aus dem Basisphenoid, die andre aus dem Alisphenoid, während bei den *Soricidae* beide ganz fehlen. Eine Erklärung für diese Unterschiede kann vielleicht darin gesucht werden, daß die Proc. tympanici ursprünglich mit dem Sphenoid nichts zu tun gehabt haben und nur sekundär mit ihm in Verbindung getreten sind. Dieser Punkt fordert aber noch eine ontogenetische Untersuchung mit genaueren Methoden als durch Parker angewendet sind.

Parker (l. c. S. 273) betrachtet den Proc. tympanicus des Basisphenoid als morphologisch gleichwertig mit dem Os bullae de

Marsupialia, welches nur seine Selbständigkeit verloren hat: das würde dann auch erklären, daß bei *Rhynchocyon* und *Tupaja*, wo ein freies Os bullae vorkommt, der Processus tympanicus nur durch das Alisphenoid gebildet wird, bzw. ganz fehlt. Diese Auffassung scheint mir nicht sehr wahrscheinlich, besonders hinsichtlich der engen Verbindung mit dem Basisphenoid, welche beim Entotympanicum nie vorkommt. Eher würde man meiner Meinung nach noch die Leiste des Petrosum, welche bei vielen *Insectivoren* die hintere Wand der Paukenhöhle bildet, für ein Entotympanicum halten können, nicht allein wegen ihrer Lage hinsichtlich des Petrosum, sondern auch wegen der Übereinstimmung mit manchen *Marsupialia*. Eine knorpelige Anlage scheint sie nicht zu besitzen: Wińcza (1896) hat bei verschiedenen *Insectivoren* (*Erinaceus*, *Ericulus*, *Centetes*) keinen Knorpel in der Wand der Paukenhöhle entdecken können.

Ein deutliches Os bullae kommt nur bei *Macroscelididae* und *Tupajidae* vor, welche zusammen die Unterordnung der *Menotyphla* bilden. Bei den letztgenannten bleibt es selbst während des ganzen Lebens frei, bei den ersteren verschmilzt es mit dem Tympanicum. Als Unterschied zwischen *Meno-* und *Lipotyphla* wird gewöhnlich angegeben, daß die ersteren eine durch das Tympanicum gebildete Bulla besitzen, die letzteren nicht. Das ist aber nicht richtig: bei den *Tupajidae* wird die ganze Bulla, bei den *Macroscelididae* wenigstens ein Teil durch das Entotympanicum gebildet. Der Unterschied zwischen *Meno-* und *Lipotyphla* liegt also nicht in dem Vorkommen oder Fehlen einer Bulla tympanica, aber wohl in dem eines Entotympanicum.

Die Zusammensetzung der Paukenhöhle ist demnach in Übereinstimmung mit der Einteilung der *Insectivoren* in *Meno-* und *Lipotyphla* und durchaus nicht mit der von Trouessart eingeführten in *Arctogeae* und *Notogeae*. Durch diese Einteilung werden z. B. *Talpidae* und *Chrysochloridae* getrennt, welche, was die Wand der Paukenhöhle anbelangt, fast ganz miteinander übereinstimmen. Dies bestätigt auch die Meinung von Winge (1892), daß die Übereinstimmung zwischen *Talpidae* und *Chrysochloridae* nicht bloß durch Anpassung zu erklären ist, wie Mivart (1868) annimmt, sondern wohl wirklich auf Verwandtschaft beruht.

Nur bei den *Centetidae* und *Potamogale* bildet das Squamosum einen Teil der ventralen Wand der Paukenhöhle und zwar mittels eines Processus entoglenoideus, welcher auch bei *Marsupialia* öfters angetroffen wird.

Das Tympanicum verrät die niedrige Entwicklungsstufe, auf welcher die *Insectivoren* stehen, dadurch, daß es oft noch fast horizontal liegt und seine Hufeisenform beibehält, entweder mit oder ohne eine Anlage eines äußeren Gehörganges (*Centetidae*, *Solenodontidae*, *Potamogalidae*, *Erinaceidae*, *Soricidae*, einige *Talpidae*). Zugleich bleibt es bei diesen ganz frei; die Bulla (insofern man hier von einer Bulla reden kann) wird ausschließlich durch die Processus tympanici der umgebenden Knochen gebildet. Bei den übrigen *Talpidae* und den *Chrysochloridae* hat das Tympanicum einen längeren äußeren Gehörgang gebildet und beteiligt sich durch Verwachsung mit der Wand der Paukenhöhle an der Bullabildung. Wahrscheinlich tut es dies ebenfalls bei den *Macroscelididae*, wo es mit dem Entotympanicum verwächst; dagegen bleibt es bei den *Tupajidae* als schmaler Ring in der Bulla liegen, so daß der Gehörgang hier durch das Os bullae gebildet wird. Interessant ist, daß die beiden Familien der *Menotyphla* also untereinander denselben Unterschied zeigen, welcher auch zwischen den madagassischen und den nicht-madagassischen *Prosimiae* besteht.

Außer der Bullahöhle kommen Nebenhöhlen ziemlich allgemein vor: hypotympanale bei *Talpidae* und *Chrysochloridae*, epitympanale bei *Erinaceus*, *Chrysochloris* und *Macroscelides*. Sie scheinen aber, mit Ausnahme vielleicht derjenigen von *Talpidae* und *Chrysochloridae*, unabhängig voneinander entstanden zu sein.

Die Verlängerung der Paukenhöhle nach vorn und die Begrenzung durch das Basisphenoid haben zur Folge, daß auch das Ostium tympanicum tubae weit nach vorn liegt und nicht, wie es bei den *Marsupialia* der Fall ist, durch das Petrosum begrenzt wird.

Im Verlauf der Arterien zeigen alle *Insectivoren* große Übereinstimmung. Immer verläuft die Carotis durch die Paukenhöhle, wofür dann in der Regel ein For. caroticum posterius (zwischen Petrosum und Tympanicum, bzw. Entotympanicum) vorhanden ist; immer ist auch eine Arteria stapedia vorhanden. In dieser letzteren Hinsicht haben die *Insectivoren* unzweifelhaft einen primitiveren Zustand behalten als die *Marsupialia*. Den Verlauf der Carotis innerhalb der Paukenhöhle halte ich für eine Eigenschaft, welche bei den *Insectivoren* entstanden ist, gleichzeitig mit und infolge der Beteiligung des Basisphenoid an der Begrenzung der Paukenhöhle (s. S. 383). Daß es nicht der für Säugetiere ursprünglichste Zustand ist, dafür spricht der Verlauf der Carotis bei *Monotremata* und *Marsupialia*.

Ein Tympanohyale ist wahrscheinlich immer vorhanden; es ist

aber klein, und oft nicht von der Umgebung zu unterscheiden. Manchmal legt es sich mit seiner Spitze gegen das Mastoid, in andern Fällen nicht: opistho- und protrematischer Zustand wechseln demnach miteinander ab.

IV. Chiroptera.

Megachiroptera.

Tympanicum und Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum von *Pteropus* (Fig. 27) behält beim erwachsenen Tiere die embryonale schmale Hufeisenform bei, ohne äußeren Gehörgang oder Bulla. Auch eine Superficies meatus ist kaum angedeutet. Der Ring ist mit seinen beiden Schenkeln nur durch Bindegewebe am Schädel befestigt (Owen, 1868, spricht demnach mit Unrecht von einem »Petrotympanicum«). Seine Lage ist wenig schief, so daß zwischen Tympanicum und Petrosum eine ventrale Wand der Paukenhöhle offen bleibt.

Fig. 27.

Pteropus, Frontalschnitt. *c.c.* Can. caroticus.

Winge (1892) sagt, daß bei den *Pteropodidae* die für *Pteropus* beschriebene Gestalt des Tympanicum Regel ist. Höher entwickelt oder, was vielleicht richtiger ist, weniger reduziert finde ich das Tympanicum bei *Cynonycteris* (? *straminea* E. Geoffr.): es ist hier schalenförmig durch die Bildung eines verknöcherten Recessus meatus und selbst eines kurzen, rinnenförmigen äußeren Gehörganges (auch die Superficies meatus ist deutlicher als bei *Pteropus*); der Sulcus tympanicus liegt nicht weit vom inneren Rande, aber doch so, daß das Tympanicum noch einen kleinen Teil der Paukenhöhlenwand bildet, die weiter nicht verknöchert ist.

Der nicht verknöcherte Wandteil ist bei *Pteropus* während des Lebens durch hyalinen Knorpel verschlossen. Aber auch eine Verknöcherung dieses Knorpels fehlt nicht ganz: Beauregard (1893) beschreibt im Zusammenhang mit dem Verlauf der Carotis interna ein kleines Knöchelchen, das wohl nicht anders aufzufassen ist als ein reduziertes Entotympanicum. Er beschreibt den Verlauf der Carotis bei *Pteropus medius* folgendermaßen.

»La carotide interne passe en dedans de la jugulaire, pénètre en même temps qu'elle sous le bord cartilagineux de la bulle et se place dans un sillon superficiel qui occupe le bord interne de la face inférieure du rocher. Ce sillon gagne l'extrémité antérieure du rocher.

»Or, à ce niveau, immédiatement en dedans de l'artère, je trouve

un petit os irrégulier, fixé sur une saillie rugueuse du bord du sphénoïde. Cet os n'est pas soudé au sphénoïde; il est libre et s'enlève aisément, aussi bien sur les pièces fraîches que sur les pièces sèches. Je l'ai retrouvé en place toutefois sur deux crânes de la même espèce provenant du Cabinet d'Anatomie comparée du Museum. Il mesure environ 1 mill. 5 de long sur 1 millimètre de large et autant d'épaisseur; il est placé au côté interne de l'extrémité du rocher et proémine au-dessous du sillon carotidien.

»J'ai retrouvé la même disposition chez Pt. jubatus, avec cette particularité que la face supérieure du petit os est fortement excavée de telle sorte qu'elle forme avec le sillon carotidien, en s'appliquant au-dessous de lui, un canal osseux cylindrique.

»En voyant cette pièce osseuse fixée à la surface du sphénoïde, comme je l'ai dit plus haut, je me suis trouvé fort embarassé pour décider si elle était une dépendance de cet os, ou une dépendance du rocher. L'examen comparatif d'un certain nombre d'espèces distinctes de roussettes m'a permis de conclure.

L'étude comparative permet en effet d'observer tous les passages entre la pièce libre qu'on observe chez Pt. medius et Pt. jubatus et un véritable canal osseux terminant le sillon carotidien et intimement soudé au rocher ou à la fois au rocher et au sphénoïde.

»J'ai trouvé cette dernière disposition chez une Roussette de Cochinchine (Pt. medius?).

»Sur ce sujet, à droite le sillon carotidien est relativement profond et vers son extrémité antérieure le bord interne du rocher s'involute au-dessous de lui, formant ainsi un canal qui n'est toutefois fermé en dehors, le bord externe de l'involution n'atteignant pas le rocher. Celle-ci se prolonge en avant jusqu'au sphénoïde et s'appuie sur une saillie de cet os en dedans de la gouttière réservée à la trompe d'Eustache, exactement comme cela avait lieu pour la pièce séparée du rocher que nous avons décrite chez Pt. medius et chez Pt. jubatus et dans la même position que chez l'homme par rapport à la direction du conduit Eustachien. A gauche la même involution osseuse existe, mais elle n'est rattachée au rocher que par des parties molles.

»Il ne paraît donc pas douteux que la pièce trouvée libre chez certains sujets est bien une dépendance du rocher puisque nous la voyons provenir d'une involution du bord interne de la face inférieure du rocher dans les cas où elle est le mieux développée.

»On observe d'ailleurs des variations assez grandes chez les

sujets que l'on examine. Ainsi un autre Pt. medius nous a montré à l'extrémité du canal carotidien une petite pièce en forme de cornet ouvert longitudinalement en dessus; cette pièce complètement libre n'était soudu ni au rocher ni au sphénoïde.«

Von einigen verwandten Formen, sagt Beauregard weiter (z. B. von *Cephalotes peroni*), daß dieses Knöchelchen fehle.

Die Übereinstimmung dieses Knöchelchens mit einem rudimentären Entotympanicum wie das von *Tatusia* (s. *Xenarthra*) ist sehr groß. Bei einem Schädel von *Pteropus* (?*edwardsi* E. Geoffr.) traf ich es an als ein Fortsätzchen des Petrosum, bei einem andern *Pteropus*-Schädel war es lose und zeigte die meiste Übereinstimmung mit dem letzteren der von Beauregard beschriebenen Fälle: es umgab zusammen mit dem Petrosum den Carotiskanal ganz (s. Fig. 27). Schließlich finde ich am Schädel eines nicht näher bestimmten *Pteropus*, daß das Knöchelchen in Verbindung steht mit der knorpeligen Wand der Bulla, aber die Carotis nur medialwärts begrenzt. Jedoch scheint diese Arterie auch hier von der Paukenhöhle durch die knorpelige Wand getrennt zu sein und würde also auch in diesem Falle nicht innerhalb der Paukenhöhle verlaufen. Dies ist auch mehr in Übereinstimmung mit Tandlers Angabe (1899), nach welcher die Carotis bei *Pteropus edulis* ganz unbedeckt medial von der »häutigen« Wand der Paukenhöhle bleibt (Beauregard äußert sich in diesem Punkte nicht bestimmt), da es mir nicht wahrscheinlich vorkommt, daß die Arterie in einem Falle innerhalb, im andern außerhalb der Paukenhöhle verliefe.

Der vordere Teil der Paukenhöhle und die Tuba auditiva werden dorsalwärts durch das Alisphenoid bedeckt.

Nach innen wird das Petrosum nur durch das Basioccipitale begrenzt, nach außen durch das Squamosum, welches einen schwachen Processus posttympanicus besitzt. Zwischen Squamosum und Exoccipitale ist das Mastoid sichtbar.

Ein ziemlich tiefer Recessus epitympanicus ist da, aber Nebenhöhlen fehlen gänzlich.

Der Verlauf der Carotis interna ist schon oben beschrieben nach den Angaben von Beauregard und Tandler; sie verläuft, um es noch einmal kurz zu wiederholen, außerhalb der Paukenhöhle, aber in einer Rinne des Petrosum, welche nach vorn durch das Entotympanicum in einen geschlossenen Kanal übergehen kann. Die Rinne ist nach Beauregard (1893, S. 189) von verschiedener Tiefe und auch bei andern Genera als *Pteropus* (*Epomophorus*, *Cynonyc-*

teris, *Cynopterus* vorhanden. Vorn am Petrosum erreicht die Carotis das Foramen caroticum, wodurch sie in die Schädelhöhle gelangt.

Zwischen Tegmen tympani und Alisphenoid findet man wenigstens bei *Pteropus* eine kleine Öffnung, an der Stelle wo gewöhnlich der Ram. sup. art. stapediae in die Schädelhöhle hineintritt. Diese Arterie ist nach TANDLER (bei *Pteropus edulis*) in der Tat als Art. meningea media vorhanden. Der durch die Paukenhöhle verlaufende Teil der Arteria stapedia ist aber verloren gegangen, und statt dessen entspringt die Arteria meningea mittels des ebenfalls noch vorhandenen Ramus inferior aus der Carotis externa.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialiskanal ist in seinem zweiten Teile ganz offen, das For. stylomastoideum unvollkommen durch Knochen umgeben. Bei einem Schädel von *Pteropus* (? *edwardsi* E. Geoffr.) finde ich hinten am Tegmen tympani ein kurzes und dünnes Fortsätzchen befestigt, das seiner Lage nach ein Tympanohyale sein muß. Es liegt dem Innenrande des hinteren Schenkels des Annulus an. Infolge seiner geringen Dicke bricht es leicht ab, und dies erklärt, daß es an den meisten Schädeln fehlt.

Microchiroptera.

Tympanicum und Wand der Paukenhöhle.

Die *Microchiroptera*, obwohl sie keine oder nur vereinzelte konstante Unterschiede von den *Pteropodidae* aufweisen, unterscheiden sich im allgemeinen doch durch eine vollständigere Bulla (Fig. 28). Die Verbreiterung des nicht mit dem Schädel verwachsenen Tympanicum nach außen hin ist immer nur gering, so daß nur ein Rudiment eines knöchernen Recessus meatus vorhanden ist. Eine Superficies meatus fehlt ganz oder fast ganz. Bei *Vespertilio murinus* Schreb. fehlt der knöcherne äußere Gehörgang nach MAISONNEUVE (1878, S. 11) ganz.

Fig. 28.

Microchiroptera, Frontalschnitt.

Bei *Plecotus auritus* L. und *Megaderma lyra* E. Geoffr. finde ich den Annulus ringsum verschlossen und nach ALLEN (1893 scheint dies selbst die Regel zu sein: »The tympanic bone is sometimes incomplete, as in Vespertilio, at its upper arc, where it limits the zona tympanica superiorly.«

Gewöhnlich ist die ganze Wand der Paukenhöhle verknöchert

und der bei den *Pteropodidae* vorhandene Zwischenraum geschlossen. Hierzu trägt aber auch die starke Anschwellung des Promontorium bei.

Die ventrale Paukenhöhlenwand wird aber nur zum Teil durch das Tympanicum gebildet. Wińcza (1896, S. 331) fand bei einer neugeborenen Fledermaus (»einer nicht näher bezeichneten inländischen Gattung«, also jedenfalls ein *Microchiropteron*) ein knorpeliges Entotympanicum. Dies kann beim erwachsenen Tiere bestehen bleiben: bei einem erwachsenen Schädel von *Vesperugo serotinus* Schreb. finde ich das Tympanicum nur wenig verbreitert und vom Promontorium durch einen Streifen hyalinen Knorpels getrennt; hinten, dem höchsten Teile des Promontorium gegenüber, ist dieser Streifen schmal, nach vorn verbreitert er sich, indem hier, an der Spitze der Cochlea, die Entfernung zwischen Promontorium und Tympanicum größer wird. Bei *Megaderma lyra* E. Geoffr. ist der Annulus medialwärts stärker verbreitert, der Knorpelstreifen schmäler. Bei *Plecotus auritus* L. ist die ganze Bulla verknöchert und die ursprünglichen Bestandteile sind nur dadurch noch zu unterscheiden, daß der mediale Teil aus einer äußerst dünnen und durchscheinenden Knochenlamelle besteht, während der Teil, welcher das Trommelfell trägt, das Tympanicum, dicker ist.

Den doppelten Ursprung der Bulla hat schon Blanchard (Organis. Règne Animal) vermutet auf Grund des Zustandes von *Vespertilio murinus*, welcher mit *Plecotus* übereinstimmt. Blanchard schreibt: »Le tympanique de la Chauve-Souris semble formé de deux parties complètement soudées, et néanmoins très-reconnaissables à l'épaisseur bien différente de l'os. On distingue un premier cercle extérieur qui constitue le cadre du tympan, le véritable tympanique, et se joint au squamosal par ses deux branches supérieures. . . . . Les deux portions montantes du cercle sont grêles, mais il y a élargissement graduel vers le bas.

»Le second cercle, ou la partie mince et interne qui est en réalité la caisse, se sépare du cadre extérieur vers le haut, de manière à former au sommet du bord antérieur aussi bien que du bord postérieur une ou deux dentelures bien prononcées. Ce second cercle, sans rétrécissement marqué de bas en haut est beaucoup plus large que le premier, offre avec celui-ci une surface lisse et bien unie; sa transparence, due à son extrême minceur, permet seule d'en suivre le contour. . . . .

»La face interne du tympanique est divisée en deux parties nettement délimitées; la face externe étant parfaitement unie, malgré

la différence considérable d'épaisseur entre la portion que nous avons distinguée comme figurant un premier cercle extérieur et celle qui constitue un second cercle, cette différence devait se manifester par une saillie sur l'autre face. C'est en effet ce qui a lieu; le cercle extérieur, un peu concave, offre un rebord élevé brusquement au-dessus de la partie mince, le cercle interne« (l. c., p. 11). Eine derartige Beschreibung für dieselbe Art gibt Maisonneuve (1878, p. 21).

Die Schlußfolgerung von Blanchard ist dann: »D'après l'observation de la tête de la Chauve-Souris adulte, on est conduit à reconnaître que le cercle externe seul est le tympanique, c'est-à-dire l'homologue de cet anneau grêle formant le cadre du tympan, qui, distinct chez beaucoup de jeunes Mammifères ainsi que dans l'embryon humain, est soudé au rocher chez les individus plus avancés en âge. Le cercle interne serait vraiment alors la portion du pétrosal, ou rocher, plus particulièrement désignée d'ordinaire sous le nom de caisse, qui s'en trouverait détachée dans les Chiroptères et seulement unie au tympanique. Mais en s'appuyant de la considération exclusive de l'animal adulte, il ne paraît guère possible de donner une démonstration péremptoire du fait. Nous croyons ainsi devoir remettre à le discuter au chapitre consacré au développement du système osseux.«

Die untersuchten Fälle zeigen also einen verschiedenen Entwicklungsgrad des Entotympanicum von knorpelig bis knöchern. Möglich ist es, daß der Knorpel auch in den ersteren Fällen in höherem Alter noch verknöchert: auch Otto (1826, S. 29) bemerkt schon, daß die Bulla bei jungen Fledermäusen membranös, bei älteren knöchern ist.

Die Bulla ist klein oder ist in verschiedenem Maße aufgeschwollen. Nach Dobson (1878) steht ihre Größe im allgemeinen in Correlation mit der des äußeren Ohres, obschon Ausnahmen nicht fehlen, z. B. *Chalinolobus* und *Miniopterus*, bei denen eine kleine Ohrmuschel von einer sehr großen Bulla begleitet ist. Die Bemerkung von Dobson, daß bei den *Rhinolophidae*, den einzigen *Microchiroptera*, bei denen der Tragus nicht zur Entwicklung gelangt, die Bullae ihre größte Entwicklung erreichen (namentlich bei *Rhinolophus*, bei dem sie sich fast in der Medianlinie des Schädels berühren sollten und das Basioccipitale auf einen engen Streifen reduziert ist, scheint aus einer Verwechslung der Bulla mit dem Promontorium hervorgegangen zu sein: nach Hyrtl (1845) nämlich ist es dieses

letztere, welches bei *Rhinolophus* stark aufgeschwollen ist, während die Bulla sich nur aus einem schmalen Annulus zusammensetzt.

Das Ost. tympanicum tubae liegt zwischen Tympanicum, Entotympanicum und Alisphenoid, welches letztere sich entweder in derselben Weise verhält wie bei *Pteropus* oder so weit vom Petrosum getrennt bleibt, daß es nicht bis in die Paukenhöhle ragt.

Auch die Umgebung der Bulla weicht der Hauptsache nach nicht von den *Pteropodidae* ab. Vom Promontorium bleibt ein Teil unbedeckt, im allgemeinen um so weniger, je mehr die Bulla stärker aufgeschwollen ist. Das Squamosum besitzt einen Proc. postglenoideus und einen kleinen Proc. posttympanicus, das Mastoid (welches bei *Vespertilio murinus* nach Beauregard erst bei alten Individuen verknöchert ist meistens teilweise bedeckt und zwar durch eine besondere von andern Säugetieren abweichende Einrichtung: »On the side of the skull the surface (opisthotic) which adjoins the squama in mammals generally is in bats crossed by a process of the squama uniting with one from the exoccipital, as in Atalapha, or the surface is free as in Nyctinomus. The old-world genus Hipposideros resembles Nyctinomus in this particular. When the otic capsule falls out, at it is apt to do in the overmacerated skull a foramen or a notch is always defined between the squama and the occipital bone. Sometimes a foramen of the same significance, viz, one occupied by the opisthotic during life, is seen on the occiput« (Allen, 1893, p. 14).

Nebenhöhlen fehlen.

Die Carotis interna tritt nach den Untersuchungen von Hyrtl (1845), Grosser (1901) u. a. bei *Vespertilio*, *Plecotus* und *Rhinolophus* in die Paukenhöhle ein zwischen Petrosum und Bulla. Nach Otto geschieht dies »per membranam spatium inter bullam osseam et os petrosum explentem«, nach Hyrtl bei *Plecotus auritus* »durch eine am inneren Rande der Bulla befindliche Öffnung . . . . . nicht, wie Otto angibt, durch die Membran, welche den Raum zwischen Paukenknochen und Felsenbein ausfüllt«. Dieser Unterschied wird dadurch erklärt, daß bei *Plecotus* die ganze Bulla verknöchert ist (s. S. 458 [1], während Otto wahrscheinlich nur solche Arten gesehen hat, bei welchen ein Teil knorpelig bleibt.

In der Paukenhöhle bleibt die Carotis oral von der Fen. cochleae

[1] Die Öffnung muß hier also bestehen; daß Grosser (1901) sie nicht finden konnte, rührt vielleicht daher, daß er sie nur bei jungen oder unvollständigen Schädeln gesucht hat: die Bulla geht ihres zarten Baues wegen leicht verloren.

(Calori) und gibt die Art. stapedia ab. Diese verläuft durch eine Rinne des Promontorium und ist viel stärker als die Fortsetzung der Carotis: sie setzt sich ausschließlich in einen Ram. superior fort, welcher an derselben Stelle wie bei *Pteropus* in die Hirnhöhle gelangt. Die Carotis selbst (welche namentlich bei *Rhinolophus hipposideros* sehr stark reduziert ist) durchbohrt nach Grosser bei den *Vespertilionidae* das Sphenoid um das Cavum cranii zu erreichen.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialiskanal, welcher von der Apert. tympanica ab offen ist, endet mit einem For. stylomastoideum, welches wie gewöhnlich zwischen Bulla und Mastoid liegt. Vor diesem Foramen ist die Spitze eines kurzen, aber deutlichen Tympanohyale sichtbar.

Zusammenfassung.

Die ventrale Wand der Paukenhöhle wird bei den *Chiroptera* durch Tympanicum und Entotympanicum gebildet.

Das Tympanicum ist meistens sehr primitiv gebildet und hufeisen- oder ringförmig. Bei *Pteropus* ist es gar nicht verbreitert, bei den *Microchiroptera* in geringem Maße: es bildet hier einen Teil der Paukenhöhlenwand und einen schmalen Recessus. Etwas besser entwickelt ist es, insoweit bekannt, nur bei *Cynonycteris*, bei welcher es einen sehr kurzen, röhrenförmigen Gehörgang bildet. Ich halte dies für einen ursprünglicheren Zustand und das schmälere Tympanicum (wie es besonders beim mit *Cynonycteris* naheverwandten Genus *Pteropus* auftritt durch Reduktion hieraus entstanden.

Auch das Entotympanicum macht den Eindruck reduziert zu sein. Oft bleibt es während des ganzen Lebens (oder wenigstens bis zum erwachsenen Zustande) großenteils oder ganz knorpelig. Bei *Pteropus* hat eine rudimentäre Verknöcherung statt und ganz verknöchert, obwohl nur in der Gestalt einer sehr dünnen, nicht konkaven Lamelle, und mit dem Tympanicum verwachsen, ist es bei *Plecotus*, *Vespertilio murinus* und bei andern *Microchiroptera*.

Ein wesentlicher Unterschied ist also zwischen *Mega-* und *Microchiroptera* nicht zu finden. Nach der gewöhnlichen Angabe sollte bei den ersteren nur ein ringförmiges Tympanicum vorhanden sein, während demgegenüber dann die *Microchiroptera* im Besitz einer mehr vollständigen Bulla sein sollten. Dieser Unterschied fällt schon durch die Gestalt des Tympanicum von *Cynonycteris* weg, ist aber außerdem von geringer Bedeutung, da sich gezeigt hat, daß

ein großer Teil der Bulla der *Microchiroptera* (wenn sie vollständig verknöchert ist) aus einem Entotympanicum besteht, welches auch bei den *Megachiroptera* auftritt.

Als negative Eigenschaft fällt bei den Fledermäusen der totale Mangel an Nebenhöhlen auf, im Gegensatz zu andern fliegenden Säugetieren; eine Erklärung hierfür kann vielleicht in der starken Entwicklung der von Pharynx und Tuba ausgehenden Luftsäcke gefunden werden.

Obwohl keine große Ähnlichkeit mit andern Säugetierordnungen (z. B. auch nicht mit *Galeopithecus*) zu finden ist, besteht im allgemeinen die meiste Übereinstimmung mit den *Menotyphlen Insectivoren*, und zwar mit den *Macroscelididae*, was das Verhältnis von Tympanicum und Entotympanicum anbelangt, mit den *Tupajidae* mehr durch das Fehlen jedes Fortsatzes des Sphenoid. Auch in andrer Hinsicht ist die Ähnlichkeit mit den genannten *Insectivoren* ziemlich groß (Gestalt des Proc. postglenoideus und posttympanicus; Verlauf der Arterien, wenigstens bei den *Microchiroptera*; kleines Tympanohyale). Die Übereinstimmung zwischen *Pteropus* und *Echidna*, von Denker (1901) wiederholt betont, beruht nur auf dem gemeinschaftlichen Besitz einiger primitiven Eigenschaften.

V. Galeopithecidae.

Tympanicum und Wand der Paukenhöhle.

Bei einem jungen *Galeopithecus volans* L. finde ich das Tympanicum noch nicht mit dem Schädel verwachsen und in der Gestalt eines breiten Halbringes, wovon schon ein großer Teil die Paukenhöhle begrenzen hilft, während der Rest die Wand des Recessus meatus bildet. Das Tympanicum hat hier Ähnlichkeit mit dem einer erwachsenen *Manis*. Später wird der Gehörgang nach Parkers Beschreibung (1886[b]) (für *G. philippinensis*) mit einem rinnenförmigen, vom Tympanicum auswachsenden Teil verlängert (Fig. 29). Beim erwachsenen Tiere ist manchmal die Wand des Recessus noch nicht vollständig verknöchert; der zylindrische Teil ist vorn mit dem Proc. postglenoideus, hinten mit dem angeschwollenen Proc. posttympanicus mehr oder weniger vollständig verwachsen (Fig. 30). Der Gehörgang verläuft ungefähr transversal, die untere Wand horizontal, die durch

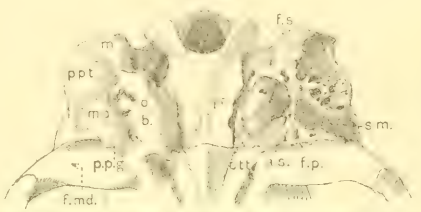
Fig. 29.

Galeopithecus, Frontalschnitt. *c.c.* Can. caroticus.

die Superficies meatus gebildete obere Wand etwas aufwärts, so daß das Lumen sich nach außen hin erweitert. Parker bildet den Gehörgang bei *G. philippinensis* ab, als stark zusammengedrückt in der Richtung von vorn nach hinten; bei *G. volans* ist das Lumen dagegen im Durchschnitt ungefähr kreisrund.

Der weite Schlitz, welcher bei dem jungen Schädel zwischen dem Rande des Tympanicum und dem Petrosum offen bleibt, ist im erwachsenen Zustande geschlossen. Dieses geschieht sowohl nach Leche (1886) wie nach Parker durch Verbreiterung des Tympanicum: ein Entotympanicum scheint hierbei keine Rolle zu spielen. Daß das Petrosum sich hieran nicht beteiligt ist sicher, da (wie auch Hyrtl mitteilt) noch bei erwachsenen Schädeln die Bulla nicht mit dem Petrosum verwachsen ist; fälschlich sagt also Giebel (1874—1900), daß die Bulla ebenso wie bei den *Prosimiae* durch das Petrosum gebildet wird, eine Angabe, die er wahrscheinlich Köstlin entnommen hat. Dieser schreibt nämlich: »Bei Galeopithecus ist der Trommelknochen ein schmaler, weiter Ring, das Felsenbein unten gewölbt« (l. c., S. 130). Hiermit ist in der Tat gemeint, daß das Petrosum in dieser Weise einen Teil der Paukenhöhle bildet, denn gleich darauf folgt: »dagegen hört bei den übrigen Cheiropteren und bei den Insectivoren das Felsenbein auf, eine untere Blase zu bilden, und die große Trommelhöhle hat zu ihrem Boden nur den Trommelknochen«. Nach dieser Darstellung würde also ein Teil der Bulla unabhängig aus dem Tympanicum entstehen. Daß dieser Teil durch das Petrosum gebildet wird, ist nicht möglich; wenn also Köstlins Darstellung nicht ganz unrichtig ist, kann man aus ihr nur schließen, daß ein Entotympanicum sich an dem Aufbau der Bulla beteiligt, jedoch früh mit dem Tympanicum verwächst. Dieses ist natürlich nur eine Vermutung und man muß sich vorläufig an die Angaben von Leche und Parker halten.

Fig. 30.



Galeopithecus volans L., Ventralansicht, vergr. ± 1/1. Rechterseits sind durch einen Sägeschnitt ein Teil von Bulla, Gehörgang, Proc. postglenoideus und posttympanicus weggenommen. *a.s.* Alisphenoid; *b.* Bulla; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.p.* For. pneumaticum für den Sinus epitympanicus; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *m.a.* Meatus acust. ext.; *o.* Öffnungen in der Wand des Recessus meatus; *o.t.t.* Ost. tympanicum tubae; *p.p.g.* Proc. postglenoideus; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pr.* Promontorium; *s.m.* Superficies meatus.

Bei dem ausgewachsenen Schädel ist die Bulla klein. Das Trommelfell heftet sich an die größte Peripherie (Hyrtl); nur ihre

innere Wand, welche nicht aufgeblasen und nur ein wenig konkav ist, begrenzt also die Paukenhöhle, während die äußere Wand den Recessus meatus bildet. Vorn ist die Bulla mit der hinteren, inneren Wand der Fossa glenoidea, hinten mit dem Mastoid verwachsen; nach innen von letzterem grenzt sie an das Exoccipitale, von welchem sie lange durch eine Naht getrennt bleibt. Die Angabe von Owen (1868), daß ein »distinct petro-tympanic« vorhanden sei, ist mithin nicht richtig.

Eine Übereinstimmung mit *Insectivoren* (aber auch mit vielen andern Säugetieren) besteht darin, daß das Alisphenoid einen Teil des Daches der Paukenhöhle bildet, vor dem eigentlichen Tegmen tympani (s. Fig. 30); dies ist wenigstens sehr wahrscheinlich, aber wegen der Undeutlichkeit der Nähte kann ich es nicht mit vollkommener Sicherheit feststellen.

Die Öffnung für die Tuba, beim Schädel des jungen Tieres noch nicht als solche vorhanden, liegt später vorn in der Paukenhöhle ganz durch die Bulla und nicht durch das Petrosum eingeschlossen. Gleich unter ihr hat das Tympanicum eine kurze nach vorn gerichtete Spitze, welche als Proc. styliformis bezeichnet werden kann.

Die innere Wand der Bulla trägt zur Bildung eines Kanals bei, welcher vielleicht für die Carotis bestimmt ist. Sein Eingang liegt hinten, dicht vor dem Foramen jugulare; von da aus verläuft er, durch Petrosum, Basioccipitale und Tympanicum eingeschlossen, horizontal nach vorn, nach dem For. lacerum anterius. Manchmal ist er unten nicht ganz geschlossen, weil das Tympanicum und das Basioccipitale einen Spalt zwischen sich lassen. Eine Arteria stapedia fehlt nach Winge (1892, S. 43).

Nebenhöhlen.

Der Mastoidteil des Schädels ist stark angeschwollen und mit Lufthöhlen versehen (s. Fig. 30): »Das ganze Schläfebein ist ausgezeichnet zellig, die Wände der eigentlichen Paukenhöhle aber glatt. Die Zellen erstrecken sich bis in die Spitze des Jochfortsatzes und den Rand der Schuppe« (Hyrtl). Auch der Proc. postglenoideus und manchmal die Unterwand des Gehörganges sind damit gefüllt; hinter dem äußeren Gehörgange bilden sie einen breiten und abgerundeten Fortsatz, welcher manchmal unter der Bulla hervorragt, und, wie aus dem jungen Schädel hervorgeht, ganz oder wenigstens zum größten Teil durch das Squamosum gebildet wird und demnach

ein Proc. posttympanicus ist, welcher das ebenfalls aufgeschwollene Mastoid nach außen bedeckt. Beim Embryo und noch bei jungen Tieren spricht Parker nur von den Höhlen im Squamosum; die im Mastoid scheinen erst später zu entstehen.

Die Zellen stehen in Verbindung mit der Paukenhöhle durch eine Öffnung, gelegen in dem vorderen Teile ihrer Oberwand, auf der Grenze von Alisphenoid und Squamosum. Nach Hyrtls Darstellung führt diese Öffnung in eine größere Höhle, mit welcher dann erst die kleineren Zellen zusammenhängen.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei jungen Tieren beschreibt Parker (1886[b]) das Mastoid als durchbohrt von dem Facialis, »having in front of that foramen stylomastoid) a very small rough bony elevation, the arrested and confluent epihyal (l. c., S. 256). Parker faßt demnach diesen das For. stylomastoideum nach vorn begrenzenden Teil des Mastoid als zu dem Zungenbeinbogen gehörend auf; hat er hierin recht, so kommt bei *Galeopithecus* ein ähnlicher Zustand vor, wie z. B. bei *Echidna*: das Hyoid ist also opisthotrematisch. Jedoch sind jüngere Stadien, bei denen das Tympanohyale noch nicht verknöchert ist, und noch mit dem Reste des Hyoid zusammenhängt, nicht bekannt; eine Verbindung des übrigen Hyoid mit dem Schädel wird wenigstens von Parker nicht genannt und scheint also schon in seinem jüngsten Stadium (ein Embryo von *G. volans* verloren zu sein.

Beim erwachsenen *Galeopithecus volans* liegt das For. stylomastoideum ungefähr auf der Grenze von Tympanicum, Mastoid und Proc. posttympanicus. Infolge der Verwachsung dieser Knochen kann ich das Tympanohyale nicht erkennen, aber nach Parker ist es bei *G. philippinensis* noch zu unterscheiden als »eine kleine Konvexität nach vorn und außen vom Foramen stylomastoideum«.

Zusammenfassung.

Die *Galeopithecidae* stimmen nicht in besonderen Punkten mit einer sonstigen Säugetierordnung überein. Mit den *Insectivoren* haben sie keine einzige Eigenschaft gemein, ausgenommen solche, welche auch bei andern Säugetieren öfters angetroffen werden (z. B. die Beteiligung des Alisphenoid an der Begrenzung der Paukenhöhle) und in den meisten Fällen weichen sie sogar stark von denselben ab und nähern sich mehr den höheren Säugetieren. Hierfür mache

ich auf die durch das Tympanicum gebildete Bulla, auf den langen Gehörgang und den Arterienverlauf aufmerksam.

Leche (1886) findet eine Übereinstimmung von *Galeopithecus* mit den *Tupajidae* und *Macroscelididae* darin, daß das Tympanicum eine Bulla bildet: Beim erwachsenen Thiere wird die Erkenntniss dieser Thatsache dadurch erschwert, dass nicht nur die vom Tympanicum gebildete Bulla vollständig mit den benachbarten Knochen verschmilzt, sondern auch der laterale Theil der Bulla, welcher zwischen Processus postglenoidalis und mastoideus liegt, durch die starke Ausbildung dieser Processus in seiner weiteren Entwickelung gehemmt, beziehentlich zu einem langen Meatus auditorius externus umgewandelt wird .... Während also der erwachsene Gal. eine mehr abweichende Bulla besitzt, stimmt die jugendliche Form derselben vollständig mit derjenigen bei Macroscelididae, Tupaiidae, Chiroptera und Prosimiae überein.«

Winge (1892) hat hiergegen mit Recht eingewendet, daß der von Leche genannte Unterschied zwischen der Bulla des alten und des jungen Tieres von keiner Bedeutung ist; er besteht nur in einer Verlängerung des äußeren Gehörganges und in der Entstehung eines zylindrischen Teils, welcher auch bei andern Säugetieren öfters gefunden wird, ohne daß von einem Druck durch die Umgebung die Rede ist, und denn auch bei *Galeopithecus* nicht auf diese Weise erklärt werden kann. Ferner weist Winge (l. c., S. 43) darauf hin, daß die Ähnlichkeit mit *Tupaja* und den *Prosimiae* nur scheinbar ist; auch die *Chiroptera* und *Macroscelididae* weichen durch ihr Entotympanicum und in andern Hinsichten von *Galeopithecus* ab.

Wohl aber zeigt das Tympanicum des jungen Tieres einige Übereinstimmung mit dem von *Manis*, womit auch Analogie besteht in der Lage des For. pneumaticum des Sinus epitympanicus. Dieser letztere zeigt übrigens große Übereinstimmung mit den *Phalangeriden*.

VI. Tubulidentata.

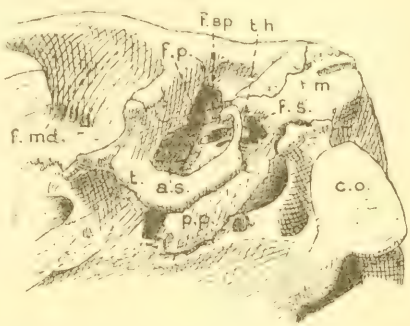
Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum von *Orycteropus* (Fig. 31) beteiligt sich weder an der Bildung der Wand der Paukenhöhle noch an der des äußeren Gehörganges. Es hat die Gestalt eines wenig schiefen, großen und dicken, oben unvollständigen Ringes. Der vordere Schenkel verbreitert sich zu einer Platte, deren lateraler Rand ventralwärts mit

einem kurzen Fortsatze endet; die Spitze des hinteren Schenkels ist sehr dünn und an ihrem Ende hakenförmig umgebogen.

Außer mit den Proc. Folii ist das Tympanicum mit keinem Knochen verwachsen. Auch liegt es ganz frei, die Enden der beiden Schenkel ausgenommen, von denen der vordere unmittelbar hinter der Fossa glenoidea an das Squamosum stößt, während der hintere das Tympanohyale lateralwärts bedeckt, aber vom Squamosum getrennt bleibt.

Fig. 31.



Orycteropus afer Pall. (*capensis* Gm.), von unten und etwas von der Seite gesehen, vergr. 1/1. *a.s.* Alisphenoid; *c.o.* Condylus occipitalis; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.p.* For. pneumaticum; *f.s.* For. stylomastoideum; *f.sp.* For. spinosum; *m.* Mastoid; *p.p.* Pars petrosa; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

Tympanicum und Trommelfell bilden die äußere Wand der Paukenhöhle. Die innere Wand wird ganz vom Promontorium eingenommen, welches nach unten in einem scharfen Kamme endet.

Zwischen Tympanicum und Petrosum bleibt am Schädel ein weiter Spalt offen, welcher nach Hyrtl während des Lebens nur durch eine Membran verschlossen ist. Ein Ost. tympanicum tubae ist dadurch am Schädel nicht zu unterscheiden.

Das Alisphenoid erstreckt sich zwischen Petrosum und Tympanicum und bildet die vordere obere Wand der Paukenhöhle.

Arterienverlauf.

Hyrtl (1850) beschreibt eine Arteria stapedia, »welche durch ein an der hinteren Wand des Paukenknochens befindliches Loch in die Trommelhöhle gelangt, und auf dem Promontorium in einer ziemlich tiefen Rinne zum Stapes emporsteigt, um zwischen seinen Schenkeln hindurch zur oberen Wand der Trommelhöhle zu gehen, und durch dieselbe in das Cavum cranii zu treten«. Die Rinne für diese Arterie liegt oral von der Fen. cochleae; das For. spinosum, durch welches sie die Paukenhöhle verläßt, ist wahrscheinlich die kleine Öffnung, welche sich auf der Grenze von Tegmen tympani und Squamosum befindet (s. Fig. 31 *f.sp.*).

Über den Verlauf der Carotis selbst, nachdem sie die Arteria stapedia abgegeben hat, finde ich keine Angabe. Aus der Be-

schreibung von Hyrtl (l. c.) könnte man schließen, daß dieser Teil der Carotis ganz fehle; da Hyrtl aber, wie er selbst sagt, seine Untersuchung anstellte an einem »äußerst übel zugerichteten Schädel«, ist hierauf kein großer Wert zu legen. Soweit am Schädel zu sehen ist, ist die Carotis interna in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten geblieben: es geht nämlich eine tiefe Rinne von hinten nach vorn über das Promontorium, und von ihr zweigt sich als Nebenast die viel schwächere Rinne für die Art. stapedia ab. Vorn am Promontorium endigt die erstgenannte Rinne gegenüber dem For. caroticum, welches nicht fehlt, wie Rapp (1852) angibt; es weist die Eigentümlichkeit auf, daß es das Basisphenoid durchbohrt.

Nach dieser Rinne zu urteilen verläuft die Carotis sehr wahrscheinlich innerhalb der Paukenhöhle; durch das Fehlen der ventralen Wand ist dieses beim trocknen Schädel nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Sinus epitympanicus.

Schon von mehreren Forschern ist die epitympanale Nebenhöhle im Squamosum beschrieben. Sie ist nicht sehr groß, und hat eine Wand, die bis auf einige niedrige Leisten glatt ist. Mit der Paukenhöhle kommuniciert sie durch ein sehr weites Foramen pneumaticum, welches großenteils vor dem Recessus epitympanicus liegt. Nach Hyrtl (1850) ist dieses Foramen durch ein starkes, fibröses Diaphragma verschlossen, durch welches der Hals des Hammers und der lange Schenkel des Amboßes stecken; hieraus folgt, daß der Recessus epitympanicus einen Teil dieser Nebenhöhle bildet.

Nach Hyrtl (1845) und Huxley (1864) hat auch der Teil des Alisphenoid, welcher die Paukenhöhle begrenzt, eine Konkavität, welche zur Vergrößerung dieser Höhle beiträgt und nach ersterem eine Fortsetzung derjenigen im Squamosum ist. Bei den von mir untersuchten Schädeln, wenigstens bei denen, wo die Naht zwischen Alisphenoid und Squamosum noch sichtbar ist, ist von einer derartigen Beteiligung des Alisphenoid an der Höhle keine Rede.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

»The Fallopian canal«, schreibt Huxley (1864, S. 253), »is open for the greater part of its extent, and a hook-like osseous process, which overhangs its outer and posterior part, gives attachment to the hyoid.«

Dieser hakenförmige Fortsatz ist ein kurzes Tympanohyale.

Es liegt in der hinteren Wand der Paukenhöhle nach innen von der Spitze des hinteren Schenkels des Tympanicum. Nach Parkers Beschreibung (1886[b]) verknöchert es selbständig.

Die Spitze des Tympanohyale ist frei, das For. stylomastoideum also nur unvollständig durch Knochen eingeschlossen.

Zusammenfassung.

Die ventrale Wand der Paukenhöhle der *Orycteropodidae* zeigt den denkbar einfachsten Zustand insofern, als darin gar keine Verknöcherung auftritt. In dieser Hinsicht stimmen sie überein mit den *Sirenia*, mit denen auch die Gestalt des großen und dicken Annulus tympanicus, welcher weder nach innen noch lateralwärts verbreitert ist, eine oberflächliche Ähnlichkeit aufweist.

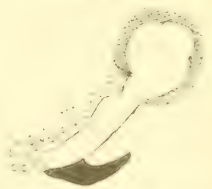
Durch den Besitz einer Art. stapedia und die Gestalt des kurzen Tympanohyale, erinnert *Orycteropus* an niedrigstehende Säugetiere. Übereinstimmung mit den andern sogenannten »*Edentaten*« *Pholidota*, *Xenarthra* besteht denn auch ausschließlich in denjenigen Punkten, worin auch diese primitive Zustände behalten haben. Nur der Sinus epitympanicus im Squamosum ist mehr im besonderen eine Eigentümlichkeit von *Edentaten* (*Manis*, *Bradypus*, *Myrmecophaga*), aber kommt doch auch bei andern Säugetieren oft vor, was wohl nicht anders als durch Konvergenz erklärt werden kann.

VII. Pholidota.

Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum von *Manis* (Fig. 32 und 33) hat im erwachsenen Schädel immer die Gestalt eines beinahe geschlossenen Ringes. Es ist, außer an den Enden der beiden Schenkel, verbreitert, um sowohl einen Recessus meatus, wie auch eine Wand für die Paukenhöhle zu bilden, letzteres aber in geringem Maße: nach innen vom Trommelfell ist die Verbreiterung nur schwach. Ich finde es immer ganz frei und nicht, wie Flower (1885) angibt, mit den umgebenden Knochen verwachsen. Es ist nicht aufgeschwollen: von einem Sinus hypotympanicus kann also nicht die Rede sein.

Fig. 32.



Manis, Frontalschnitt.
s.c. Sulcus caroticus.

Zwischen der Innenlippe des Tympanicum und dem Petrosum bleibt ein schmaler Spalt offen, welcher nach Eschweiler (1899[a])

bei *Manis javanica*, soweit er nicht für das breite Ostium tympanicum tubae bestimmt ist, nur durch Bindegewebe verschlossen wird. Bei *M. tricuspis* Rafin. finde ich aber den caudalen Teil dieses Spaltes durch ein sehr kleines Knöchelchen, welches also einerseits gegen das Petrosum, anderseits gegen das Tympanicum anliegt, verschlossen (Fig. 32). Bei einem in Alkohol konservierten Kopfe derselben Art ist das Knöchelchen ebenfalls da: es liegt lateral von der Carotis und caudal von der Tuba (Fig. 34). Höchstwahrscheinlich muß dieses Knöchelchen als reduziertes Entotympanicum aufgefaßt werden. Bei einem Schädel von *M. gigantea* Ill. ist es viel stärker entwickelt. Es liegt auch hier lateral vom Sulcus

Fig. 33.

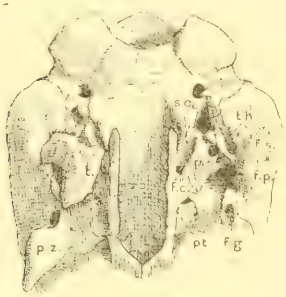


Fig. 34.

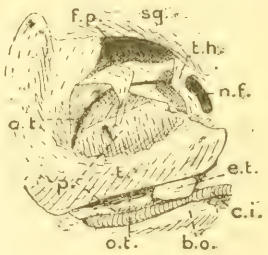


Fig. 33. *Manis javanica* Desm., Ventralansicht, vergr. 1/1. Rechts ist das Tympanicum weggenommen. *f.c.* For. caroticum; *f.g.* For. postglenoideum; *f.p.* For. pneumaticum; *f.s.* For. stylomastoideum; *p.* Petrosum; *pt.* Pterygoid; *p.z.* Proc. jugalis; *s.c.* Sulcus caroticus; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

Fig. 34. Linke Paukenhöhle von *Manis tricuspis* Rafin., ungefähr von unten gesehen, nachdem ein Teil des Tympanicum sowie Trommelfell und Tuba Eustachii entfernt waren. *b.o.* Basioccipitale; *c.i.* Carotis interna; *c.t.* Chorda tympani; *e.t.* Entotympanicum; *f.p.* For. pneumaticum; *n.f.* Nervus facialis; *o.t.* Orificium tubae; *p.* Pars petrosa; *sq.* Squamosum; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

caroticus dem Promontorium an, biegt sich aber unten längs dieser Rinne medialwärts um und legt sich mit seinem medialen Rande dem Basioccipitale und Basisphenoid an. Es ändert demnach den Sulcus caroticus in einen Kanal, ganz analog wie dies bei *Pteropus* geschehen kann (vgl. Fig. 27). Es ist nicht mit dem Schädel verwachsen.

Bei allen andern Schädeln, welche ich untersucht habe (*M. tetradactyla* L., *temmincki* Smuts, *pentadactyla* L., *aurita* Hodgs., *javanica* Desm.), fehlt das Entotympanicum. Es kann jedoch, besonders im reduzierten Zustande von *M. tricuspis*, bei der Maceration leicht verloren gehen.

Die vordere obere Wand der Paukenhöhle, an welcher sich in andern Fällen öfters das Alisphenoid beteiligt, wird (bei *M. java-*

nica) durch das Squamosum gebildet; das Alisphenoid ist also ganz von der Paukenhöhle ausgeschlossen.

Arterienverlauf.

Unten längs der Pars petrosa verläuft eine Rinne, welche vorn beim zwischen Petrosum und Sphenoid gelegenen For. caroticum endet. Nur bei *M. gigantea* ist diese Rinne, ein Sulcus caroticus, wenigstens in einem kleinen Teile ihrer Länge durch das Entotympanicum zu einem Kanale geschlossen (siehe oben). Die Carotis bleibt (bei *M. tricuspis*) ganz außerhalb der Paukenhöhle.

Hyrtl spricht in seiner Beschreibung der Arterien von *M. macrura* (= *tetradactyla* L.) von einem »Ramus tympanicus«, welcher als Nebenast der Carotis interna in die Paukenhöhle hineindringt, längs dem Promontorium emporsteigt und sich dem Nervus facialis anlegt; ob es eine Art. stapedia ist, geht aus der Darstellung nicht klar hervor.

Sinus epitympanicus.

Schon Cuvier (Anat. Comp., II, S. 354) nennt eine Höhle im Squamosum als: »une grande cellule qui communique avec la caisse par un trou percé au-dessus des osselets«.

Das Foramen pneumaticum, welches in diese Höhle führt, ist weit. Die Höhle selbst liegt nur im hinteren Teile des Squamosum, füllt dieses aber bis zum oberen Rande. Ihre Wand ist glatt mit einzelnen niedrigen Leisten, von Hyrtl (1845) beschrieben als: »vier vom Mittelpunkte der inneren Wand auslaufende Knochenradien«.

Nach Parker und Bettany (Deutsche Ausgabe, 1879, S. 295) sollten bei *Manis* die beiden Paukenhöhlen durch Luftgänge in den Schädelknochen miteinander in Verbindung stehen; diese Angabe beruht sehr wahrscheinlich auf einem Irrtum: für *M. javanica* und *tricuspis* gilt sie jedenfalls nicht.

Eschweiler (1899[a]) beschreibt bei *M. javanica* eine unvollständige Einteilung der Paukenhöhle in einen oberen und einen unteren Abschnitt durch eine membranöse Zwischenwand: »Dieses Septum nimmt von der Labyrinthwand seinen Ursprung, verläuft bis zum oberen vorderen Ende des Annulus tympanicus, der ihm eine schmale, breite [sic!] Crista entgegensendet, geht mehr nach vorn auf den Hammerhals über und inserirt endlich in dem vordersten Theil der Trommelhöhle an dem unteren Rande der vom Schuppentheil gebildeten äußeren Wand des oberen Paukenabschnitts.

»Der obere Paukenhöhlenraum enthält die Gehörknöchelchen mit Ausnahme des Manubrium mallei, den Musculus stapedius und die Paukenfenster.

»Der untere Trommelhöhlenabschnitt enthält die Tubenmündung, das Trommelfell und den Hammergriff.«

Der obere Abschnitt, von welchem die Nebenhöhle ausgeht, ist also, da er auch die beiden Fenestrae umfaßt, nicht vollkommen gleichwertig mit dem Recessus epitympanicus, aber wohl mit dem »Atticus tympanicus« der *Monotremen*, womit auch Eschweiler ihn vergleicht. Die Öffnung, wodurch beide Abschnitte kommunizieren, liegt, wie ich bei *M. tricuspis* finde, lateral von dem Incus: der Recessus epitympanicus scheint also vom Recessus membr. tympani posterior auszugehen.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *M. tricuspis* und *gigantea* wird das For. stylomastoideum nach vorn begrenzt durch eine schmale, fast horizontale Knochenbrücke, welche an ihren beiden Enden mit dem Perioticum verwachsen ist. *M. javanica* besitzt diese Brücke ebenfalls: sie ist aber hier weniger deutlich von der Umgebung zu unterscheiden, da der Facialiskanal bei dieser Art, außer einer gleich über und hinter der Fen. vestibuli gelegenen kleinen Öffnung für den Muse. stapedius, ganz geschlossen ist.

Diese Knochenbrücke zeigt demnach große Übereinstimmung mit dem Tympanohyale von *Echidna*. Auch Parker (1886[a]) betrachtet sie als das Ende des Hyoid, wenngleich sie schon bei seinem jüngsten Embryo nicht mehr mit dem übrigen Zungenbeine im Zusammenhange gestanden zu haben scheint; sie ist hier noch knorpelig und mit freier Spitze, welche sich demnach erst sekundär mit dem Mastoid vereinigt. Auch beim erwachsenen Tier ist sie nicht mit dem Hyoid in Verbindung: das vordere Zungenbeinhorn ist rudimentär und, wie ich wenigstens bei *M. tricuspis* finde, durch ein Ligament hinter der Paukenhöhle an den Schädel befestigt, ungefähr auf der Grenze von Mastoid und Exoccipitale. Das Hyoid ist demnach opisthotrematisch.

Eigentümlich ist nun bei *M. tricuspis* der Verlauf der Chorda tympani: dieselbe entspringt nämlich aus dem Facialis vor der als Tympanohyale zu betrachtenden Knochenbrücke und bildet demnach nicht, wie bei andern Säugetieren, mit dem Facialis eine Schleife um das Hyoid (Fig. 34).

Eine Erklärung dieser Tatsache ist nur in zwei Weisen möglich: entweder ist die Knochenbrücke vor dem For. stylomastoideum kein Tympanohyale oder es hat eine Verschiebung der Chorda tympani

stattgefunden. Das erstere ist sehr unwahrscheinlich. Die zweite Erklärung dagegen ist sehr zulässig, wenn wenigstens die oben erwähnten Angaben von Parker richtig sind, nach welchen anfänglich die Spitze des (noch knorpeligen) Tympanohyale ganz frei ist: die Chorda tympani kann sich dann leicht verschieben, so daß sie nach der Verbindung dieser Spitze mit dem Mastoid mehr nach vorn liegt. Diese Verschiebung erinnert an diejenige, welche Versluys (1898, S. 177 ff.) für Lacertilia beschrieben hat.

Zusammenfassung.

Die *Manidae* haben, wie viele andre »*Edentaten*«, keinen Sinus hypotympanicus, dagegen einen großen Sinus epitympanicus. Übrigens bieten sie mit diesen Tieren wenig Übereinstimmung. Sie weichen z. B. von ihnen und den meisten niederen Säugetieren ab durch die Ausschließung des Alisphenoid von der Paukenhöhle.

Außer dem Tympanicum beteiligt sich ein kleines Entotympanicum an der ventralen Begrenzung der Paukenhöhle, wenigstens bei einzelnen Arten. Es sieht aus, als sei es reduziert. Diese Reduktion könnte dann die Folge sein von der sich weit nach hinten erstreckenden Ausdehnung der Pterygoidea: hierdurch ist die Tuba auditivia caudal verschoben — ihr Ostium tympanicum liegt im hinteren Ende der Paukenhöhle (Eschweiler) — und der aboral hiervon gelegene Wandteil, welcher durch das Entotympanicum gebildet wird, ist reduziert.

VIII. Xenarthra.

Bradypodidae.

Wand der Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

Die knöcherne Paukenhöhlenwand scheint auf den ersten Blick bei den beiden Genera der *Bradypodidae* sehr verschieden zu sein: *Choloepus* hat einen schmalen hufeisenförmigen Annulus tympanicus, *Bradypus* dagegen eine ganz verknöcherte Bulla.

Tatsächlich ist der Unterschied weniger groß als er scheint. Auch bei *Choloepus* (Fig. 35 und 36) ist die ventrale Wand der Paukenhöhle wenigstens teilweise verknöchert und zwar durch ein eignes Knochenstück, ein Entotympanicum, welches die Gestalt einer vertikalen Lamelle auf der Pars petrosa hat. In der Literatur finde ich dieses doch sehr deutliche Knochenstück nirgendwo erwähnt; wohl ist es dargestellt in den Figuren von Blainvilles »Ostéo-

graphie« und von Burmeister (1886). Es bildet die Innenwand der Paukenhöhle; zwischen seinem unteren Rande und dem des Tympanicum bleibt ein spaltförmiger Zwischenraum offen, welcher während des Lebens durch eine Membran verschlossen ist. Der aufgeschwollene Seitenrand des Basioccipitale ragt unter dem Entotympanicum hervor, bleibt aber von ihm durch einen schmäleren oder breiteren Raum getrennt, durch welchen die Pars petrosa sichtbar ist. Vorn reicht das Entotympanicum bis zum blasenförmig aufgeblähten Pterygoid, hinten bis zum Proc. paroccipitalis. Es kann durch deutliche Nähte von den angrenzenden Knochen ganz getrennt sein, meistens aber ist sein hinterer Rand mit dem Tympanohyale

Fig. 35. Fig. 36.

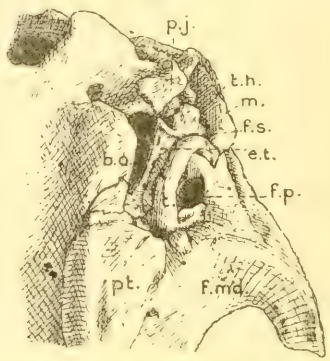


Fig. 35. *Choloepus*, Frontalschnitt. *bo.* Basioccipitale.

Fig. 36. *Choloepus didactylus* L., Ventralansicht, etwas vergr. *b.o.* Basioccipitale; *e.t.* Entotympanicum; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.p.* For. pneumaticum; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *pt.* Pterygoid; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

verwachsen. Bei einem Schädel von *Choloepus hoffmanni* Peters fand ich das Entotympanicum sehr unvollständig und nur in der Gestalt eines nach vorn gerichteten Fortsatzes des Tympanohyale.

Schon bei einem jungen *Choloepus*-Schädel, wo der Annulus noch eine sehr schräge Lage hat und die ventrale Wand der Paukenhöhle demgemäß noch sehr schmal ist, ist das Entotympanicum verknöchert, aber nur noch als ein kleines, längliches Knöchelchen, welches der Pars petrosa lose anliegt. Bei erwachsenen Schädeln steht der Annulus fast vertikal, aber seine Gestalt hat sich fast nicht geändert; nur auf der Übergangsstelle des vorderen Schenkels in das Mittelstück hat am medialen Rande ein kleiner, nach vorn gerichteter Knochenansatz sich entwickelt, welcher in der lateralen Begrenzung der Tuba auditiva liegt. Nur bei alten Schädeln ver-

wächst das Tympanicum mittels seines hinteren Schenkels mit dem Schädel.

Das Entotympanicum ist auch bei *Bradypus* vorhanden, aber verschmilzt hier mit dem Tympanicum; zusammen bilden sie dann die Bulla ossea. Bei jungen Schädeln (Fig. 37) hat das Entotympanicum die Gestalt einer niedrigen, länglichen Lamelle, welche mit ihrem oberen Rande gegen das Promontorium liegt, aber von *Choloepus* dadurch abweicht, daß ihr unterer Rand gegen das Tympanicum und ihre nach der Medianlinie des Schädels gerichtete Ober-

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 37. *Bradypus* spec., juv., von unten und etwas von der Seite, etwas vergr. *b.o.* Basioccipitale; *e.t.* Entotympanicum; *o.t.* Orificium tubae; *sq.* Squamosum; *t.* Tympanicum.

Fig. 38. *Bradypus cuculliger* Wagler, von unten und etwas von rechts, etwas verkleinert. *b.* Bulla; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.s.* For. stylomastoideum; *o.t.* Orificium tubae; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.z.* Proc. jugalis; *t.h.* Tympanohyale.

fläche gegen das Basioccipitale stößt. Es ist aber von beiden Knochen durch deutliche Nähte getrennt. Auch hier ist es schon verknöchert, wenn die ventrale Wand der Paukenhöhle noch sehr schmal ist. Im erwachsenen Zustande ist das Entotympanicum mit dem Tympanicum verwachsen (Fig. 38); manchmal ist die Grenze zwischen beiden noch durch eine unregelmäßige Knochenleiste auf der Bulla angedeutet.

Wahrscheinlich meint Hyrtl (1845) das Entotympanicum, wenn er sagt: »Die innere und untere Wand der Paukenhöhle wird theilweise durch eine vom Seitentheile des Hinterhauptsbeins entspringende Lamelle gebildet, die zwischen der Pars basilaris desselben Knochens und der Paukenkapsel nach vorne bis zu den Processibus pterygoideis läuft, sich etwas nach außen krümmt und mit dem inneren Rande des Paukenknochens durch Einzackung verbindet. Fälschlich betrachtet Hyrtl es aber als einen Teil des Basioccipitale: dieses wird gerade durch das Entotympanicum von der Paukenhöhle ausgeschlossen.

Auch das Tympanicum beteiligt sich bei *Bradypus* an der Begrenzung der Paukenhöhle: es bildet eine nach innen gerichtete Verbreiterung, welche den Raum, der bei *Choloepus* unverknöchert bleibt, füllt und sich dem Entotympanicum anlegt. Zugleich verbreitert es sich nach außen hin und bildet auf diese Weise einen knöchernen Recessus meatus. Im erwachsenen Zustande ist es nicht nur mit dem Entotympanicum, sondern auch mit dem Squamosum verwachsen.

Falls dem knöchernen Entotympanicum ein Knorpelstadium vorangeht, kann, da die Verknöcherung schon so früh stattfindet, wenigstens bei *Bradypus* der Knorpel nur eine sehr schmale Lamelle bilden: ein Zustand, mit dem der *Carnivoren* vergleichbar, ist ausgeschlossen. Ob bei *Bradypodidae* dieses Knorpelstadium in der Tat auftritt, ist nicht bekannt. Parker (1886[a]) bildet in einer Figur des Kopfes eines Embryos von *Choloepus didactylus* (Taf. 8 Fig. 1) nach innen vom knöchernen Annulus einen Knorpelring ab, welcher dem von ihm beschriebenen und abgebildeten Knorpel im Annulus von *Tatusia* (s. S. 355) ähnlich ist. Im Texte nennt er das Tympanicum dieses *Choloepus*-Embryos ganz verknöchert und erwähnt den Knorpel ebensowenig wie das kleine ovale Knorpelchen, welches in derselben Abbildung nach innen vom Annulus dem Promontorium anliegt und als »Tuba Eustachii« bezeichnet wird. Es ist nicht unmöglich, daß mit diesem Knorpelchen der Knorpel der Bullawand gemeint ist; bei der Unsicherheit der Parkerschen Angaben in diesem Punkte können daraus aber keine sicheren Schlußfolgerungen gezogen werden.

Die craniale Wand der Paukenhöhle von *Choloepus* vor dem Tegmen tympani und zwischen Annulus und Entotympanicum wird manchmal gebildet durch ein kleines, loses Knöchelchen, welches in andern Fällen mit dem Entotympanicum oder dem Alisphenoid verwachsen ist. Es ist wahrscheinlich homolog mit dem »Ossic. accessorium malleoli«, obwohl es etwas medial vom Processus Folii liegt und nicht mit diesem verwachsen ist. Bei *Bradypus* scheint es gleichfalls vorzukommen.

Das Ost. tympanicum tubae liegt zwischen Tympanicum und Entotympanicum. Bei *Choloepus* ist es am Schädel natürlich nicht als besondere Öffnung zu unterscheiden, bei *Bradypus* liegt es vorn in der Bulla.

Die verschiedenen *Bradypus*-Arten, von welchen ich Schädel habe untersuchen können (*B. infuscatus* Wagler, *tridactylus* L., *cuculliger* Wagler und *torquatus* Ill.), weichen im erwachsenen Zu-

stande in den Eigenschaften der Bulla nicht oder wenig voneinander ab.

Arterienverlauf.

Die Carotis bleibt außerhalb der Paukenhöhle. H. N. Turner (1848) nennt den (sekundären) Canalis caroticus bei den *Bradypodidae* deutlich«. Bei *Choloepus* ist er aber nur kurz und unvollständig eingeschlossen zwischen dem Entotympanicum und dem aufgeschwollenen Rande des Basioccipitale; er verläuft nach vorn und oben gleich zum For. lacerum anterius. Bei *Bradypus* dagegen existiert eine tiefe Rinne in der medialen Seite des Entotympanicum, welche öfters durch Vereinigung ihrer Ränder zu einem Kanale verschlossen ist, wobei zugleich das For. lacerum anterius bedeckt wird (Fig. 38).

Sinus epitympanicus.

Schon Cuvier und vielen andern älteren Schriftstellern war der große Sinus epitympanicus bekannt, welcher bei den *Bradypodidae* im Squamosum liegt und dieses aufbläht.

Hyrtl beschreibt ihn folgendermaßen: »Bei Bradypus ist die ganze Schläfenschuppe zu einer glattwandigen Höhle aufgebläht, die viel größer als das Cavum tympani ist, sich bis in den Körper des Jochfortsatzes verlängert, und nach unten zu mit dem Cavum tympani durch eine rundliche Öffnung in Verbindung steht. Diese Höhle enthält den Kopf des Hammers und den Körper nebst kleinem Fortsatze des Amboßes. Beide Knochen werden durch eine von der oberen Wand der Nebenhöhle entspringende lange, dreieckige Schleimhautfalte, wie durch ein Ligamentum suspensorium, in ihrer Lage erhalten.«

Die Höhle, wie Hyrtl sie umschreibt, umfaßt natürlich auch den Recessus epitympanicus, wovon die eigentliche Nebenhöhle denn auch nicht scharf getrennt ist; diese letztere geht von der Facies epitympanica des Squamosum aus und wird ganz durch diesen Knochen eingeschlossen (Fig. 35).

Bei einem Schädel von *C. hoffmanni* Peters vermisse ich diese Nebenhöhle so gut wie ganz: die Facies epitympanica ist hier nur ein wenig konkav und nur nach vorn etwas mehr ausgehöhlt. Ich kann nicht entscheiden, ob dies vielleicht ein Artmerkmal oder nur ein individueller Unterschied ist.

Gleichfalls schon lange bekannt ist die Höhle im blasenförmigen Pterygoid von *Choloepus* und *Bradypus torquatus* Illig. (nicht bei den

übrigen *Bradypus*-Arten). Nach Reinhardt (1878, S. 276) steht diese Höhle bei *Choloepus* nicht nur in Verbindung mit dem naso-pharyngealen Raume, sondern auch mit dem im Squamosum und also indirekt mit der Paukenhöhle. Diese Angabe beruht aber höchstwahrscheinlich auf einem Irrtum. Bei den von mir untersuchten Schädeln besteht wenigstens keine Kommunikation zwischen der Höhle im Pterygoid und dem Sinus epitympanicus.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale, welches, obwohl mit der Umgebung verwachsen, deutlich zu unterscheiden ist, ist ein kurzer aber sehr dicker Fortsatz des Petrosum. Es bildet die hintere Wand der Paukenhöhle zwischen Tympanicum und Entotympanicum. Seine breite Endfläche ist bei *Choloepus* sichtbar am hinteren Ende des Spaltes, welcher zwischen Tympanicum und Entotympanicum offen bleibt, bei *Bradypus* ist sie bei erwachsenen Schädeln eingesunken in eine Vagina in der hinteren Wand der Bulla. Diese Vagina wird, wie sich durch Vergleich mit jungen Schädeln ergibt, ausschließlich durch das Tympanicum gebildet: gewöhnlich bleibt zwischen Tympanohyale und Bulla eine Öffnung frei, die in die Paukenhöhle führt und bei jungen Schädeln sehr groß sein kann (Fig. 37).

Die Spitze des Tympanohyale von *Choloepus* liegt gegen Mastoid und Proc. paroccipitalis und bildet mit ihnen eine Gelenkfläche für das Stylohyale: das Hyoid ist opisthotrematisch (Howes). Bei *Bradypus* dagegen wird die Endfläche des Tympanohyale ganz von der Vagina umgeben und das Hyoid ist demnach nicht in Kontakt mit Mastoid oder Exoccipitale; hier kann man es also nicht opisthotrematisch nennen, ein Beweis um so mehr, daß auf diese verschiedenen Zustände des Hyoid kein großer Wert gelegt werden kann.

Das For. stylomastoideum liegt bei *Choloepus* zwischen Tympanicum, Tympanohyale und Mastoid, bei *Bradypus* ist das Tympanohyale natürlich durch das Tympanicum von der Begrenzung der Öffnung ausgeschlossen. Oft ist das Foramen durch eine kleine Knochenbrücke geteilt: die hintere der beiden Öffnungen läßt dann vermutlich einen Zweig des Facialis durch, welcher für den Musc. stylo-mastoideus bestimmt ist.

Gravigrada.

Wand der Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

Wo das Tympanicum bekannt ist, ist es wie bei *Choloepus* schmal hufeisenförmig und nicht mit dem Schädel verwachsen. Oft ist es denn auch verloren gegangen. Owen (1840, 1842), Reinhardt (1879) und Burmeister (1886) nennen es für *Glossotherium* (*Grypotherium*) *darwini* Owen, *Mylodon oweni* (= *Pseudolestodon debilis* Gerv. & Am.) und *M. robustus* Owen. Die Lage des Ringes ist, wie ich es im Museum zu Kopenhagen an dem durch Reinhardt beschriebenen Schädel von *Glossotherium* habe beobachten können, mehr vertikal als bei *Choloepus*. Burmeister sagt (l. c., S. 109), daß der Ring bei *Glossotherium darwini* und *Pseudolestodon debilis*) die untere Wand des Meatus acust. ext. bildet und in der Tiefe das Trommelfell trägt. Von einem Gehörgange würde man aber bei *Glossotherium darwini* und nach Burmeisters Abbildungen ebenso bei *Pseudolestodon debilis* und *Mylodon robustus* nur dann sprechen können, wenn man damit denjenigen Teil des Annulus meint, welcher lateral vom Sulcus tympanicus liegt. Bei *Lestodon armatus* Gerv. konnte ich die Gestalt des Tympanicum besser beobachten; es ist dem von *Choloepus* gleich und hat gerade wie hier an seinem unteren Rande eine kleine Verbreiterung nach innen vom Sulcus tympanicus, also an der Seite der Paukenhöhle, wie dies nach Burmeisters Abbildungen auch bei *Pseudolestodon debilis* der Fall ist: auch Owen (1840) hat diese Verbreiterung für *Glossotherium* beschrieben als »a rugged process, half an inch long«. Die Lage des Annulus ist auch bei *Lestodon* ungefähr vertikal[1].

Einen längeren Gehörgang soll nach Leidy (1855) *Megatherium mirabile* Leidy besitzen: dieser Autor sagt nämlich: »The entrance to the external auditory meatus is nearly on the same plane with the outer surface of the zygomatic root, instead of being situated at the bottom of a wide arch as in Megalonyx. Its upper boundary is prominent and rough; and the auditory process is a thick, irregular ridge extending from the outer extremity of the glenoid articular cavity to the apex of the mastoid process. The meatus is demi-cylindroid in form and two inches in length« (l. c., S. 52). Owen (1856) spricht von einem durch Petrosum und Mastoid gebildeten

[1] Obwohl beide Tympanica des untersuchten Schädels sich gelöst hatten, war ihre Lage noch genau zu beobachten durch eine Grube, welche der vordere Schenkel im Sqamosum zurückgelassen hat (s. Fig. 40).

äußeren Gehörgange, welcher nach außen durch das Tympanicum ergänzt werden soll, das aber verloren gegangen ist, und nicht mit dem Schädel verwachsen gewesen sein soll. Ist diese Beschreibung richtig, dann ist der sog. »äußere Gehörgang« von Leidy und Owen natürlich nichts andres als die Wand der Paukenhöhle (s. S. 483).

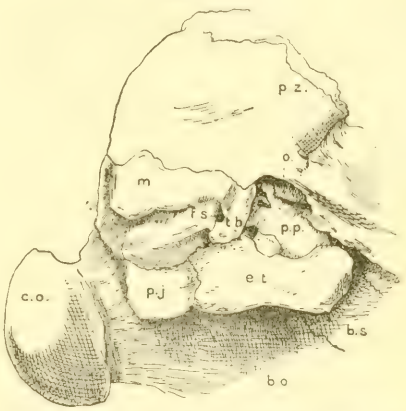
Auch bei *Megalonyx jeffersoni* Harlan beschreibt Leidy (l. c.) einen äußeren Gehörgang: »Between the two processes just described [Proc. zygomaticus und mastoideus] a wide and deep arch is formed, within which is visible the external auditory meatus. This has a vertically oval aperture bounded inferiorly by a rugged V-shaped auditory process.« Aus den Abbildungen (Taf. III und IV) geht hervor, daß mit »auditory process« das Tympanicum gemeint ist (welches sonst durch Leidy nicht genannt wird); es hat die normale Hufeisengestalt, ist aber nach unten etwas mehr zugespitzt, wodurch es in Übereinstimmung mit Leidys Beschreibung ungefähr V-förmig ist. Es liegt in einer etwas geneigten Ebene. Auf Taf. III, die untere Seite des Schädels darstellend, ist das rechte Tympanicum etwas breiter abgebildet als bei den *Gravigraden* Regel ist; es scheint also in der Tat einen kurzen Gehörgang gebildet zu haben (das linke Tympanicum ist aber wieder schmäler).

Die Innenwand der Paukenhöhle wird unterhalb des Petrosum durch ein Entotympanicum gebildet, das fast in jeder Hinsicht mit dem von *Cholocpus* übereintimmt. Obwohl es gewöhnlich sehr auffallend ist, finde ich es nur von einem Schriftsteller erwähnt, und zwar von Burmeister (1886). Dieser beschreibt es aber als einen Teil der Pars mastoidea, obgleich er selbst mitteilt, daß es wie der Annulus tympanicus nur lose, mittels Bindegewebe, mit den übrigen Teilen des Gehörapparates zusammenhängt und dadurch oft verloren gegangen ist. So beschreibt er es bei *Glossotherium darwini* in dieser Weise: »Neben ihm [dem Annulus] nach innen erhebt sich, etwas weiter zurück, das vordere Ende der pars mastoidea, welches den canalis caroticus leitet; das hintere Ende derselben stößt an das foramen lacerum.« Ferner wird es von ihm deutlich beschrieben und abgebildet bei *Scelidotherium magnum* Burm. und *Mylodon robustus* Owen.

Außer bei *Megatherium* ist dieses Entotympanicum bei allen von mir untersuchten Schädeln aus dem Museum zu Kopenhagen *Scelidotherium* spec., *Glossotherium darwini* Owen, *Mylodon gracilis* Burm. [= *Pseudolestodon myloïdes* Gerv.], *Nothrotherium* [*Coelodon*]

escrivanense Reinh., *Lestodon armatus* Gerv.) deutlich. Bei *Scelidotherium* ist es sehr groß (Fig. 39); es hat hier die Gestalt einer Leiste auf dem Petrosum, die länger als hoch ist, und liegt nicht genau vertikal, sondern ein wenig schräg nach unten und außen gerichtet, wodurch es auch teilweise eine untere Wand für die Paukenhöhle bildet. Es ist längs seinem ganzen Umfange deutlich von der Umgebung getrennt. Mit seinem hinteren Rande grenzt es wie bei *Choloepus* an den Proc. paroccipitalis und das Tympanohyale, nach vorn erreicht es fast das Pterygoid, der untere Rand liegt ungefähr in der Höhe der (nicht aufgeschwollenen) Schädelbasis. Der einzige wichtige Unterschied von *Choloepus* ist darin gelegen, daß das Knochenstück breiter ist und dadurch an die Schädelbasis (Basioccipitale und Basisphenoid) anschließt. Dies ist auch auf Burmeisters Abbildungen (von *Scelidotherium magnum* und *Mylodon robustus*) deutlich. Nur bleibt zwischen Schädelbasis und Entotympanicum der Zutritt zum For. lacerum posterius und mehr nach vorn ein Canalis caroticus offen, dadurch daß das Entotympanicum in seiner inneren Wand eine tiefe, ungefähr vertikale Rinne besitzt, welche nach oben in das zwischen Basioccipitale, Basisphenoid und Petrosum gelegene For. lacerum ant. übergeht.

Fig. 39.



Scelidotherium spec., von der Seite und etwas von unten, verkl. (aus dem Museum zu Kopenhagen). Das Tympanicum fehlt. *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *c.o.* Condylus occipit.; *e.t.* Entotympanicum; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *o.* »Ossic. access. malleoli«; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.* Petrosum; *p.z.* Proc. jugalis; *t.h.* Tympanohyale.

Auch sonst stimmen nach Burmeisters Darstellungen und Abbildungen *Scelidotherium magnum*, *Glossotherium darwini* und *Mylodon robustus* mit dem von mir beschriebenen *Scelidotherium* überein. Beim Kopenhagener Schädel von *Glossotherium darwini*, durch Lehmbedeckung weniger deutlich, fand ich ebensowenig Abweichungen von *Scelidotherium*.

Bei *Lestodon armatus* dagegen (Fig. 40) ist das Entotympanicum viel kleiner, sowohl niedriger wie kürzer als bei *Scelidotherium*. Dadurch erreicht es weder das Pterygoid noch den sehr schwach entwickelten Proc. paroccipitalis; von letzterem ist es durch das

For. lacerum post. getrennt. Durch eine Verbreiterung seines vorderen Teils erreicht es die Schädelbasis; die stark angeschwollenen hohlen Seitenteile derselben ragen aber weit unter dem Entotympanicum hervor. Letzteres besitzt keinen Sulcus caroticus.

Bei *Mylodon gracilis* ist das Entotympanicum hoch aber kurz und erreicht weder den Proc. paroccipitalis, noch die Schädelbasis; diese hat wie bei *Lestodon* angeschwollene Seiten, welche unter dem Entotympanicum hervorragen; die Carotis verursacht haupt-

Fig. 40.

Fig. 41.

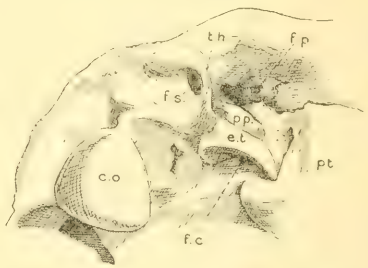


Fig. 41. *Nothrotherium escrivanense* Reinh., Ventralansicht, verkl. (Museum Kopenhagen). Das Tympanicum fehlt. *c.o.* Condylus occipitalis; *e.t.* Entotympanicum; *f.c.* For. caroticum; *f.p.* For. pneumaticum; *f.s.* For. stylomastoideum; *p.p.* Petrosum; *pt.* Pterygoid; *t.h.* Tympanohyale.

Fig. 40. *Lestodon armatus* Gerv., schief von unten und von der Seite, verkl. (Museum Kopenhagen). Das Tympanicum fehlt. *a.* Anheftungsfläche des Stylohyale; *a.s?* Alisphenoid (?); *c.o.* Condylus occipit; *e.t.* Entotympanicum; *f.cond.* For. condyloideum; *f.l.p.* For. lacerum post.; *f.magn.* For. magnum; *f.s.* For. stylomastoideum; *g.* Grube im Squamosum für den vorderen Schenkel des Tympanicum; *l.t.* Linea temporalis; *o.* Ossic. accessorium; *p.f.* Proc. paroccipitalis; *p.p.* Petrosum; *pt.* Pterygoid; *r.e.* Rec. epitympanicus; *sq.* Squamosum; *t.h.* Tympanohyale.

sächlich eine Rinne in der Schädelbasis, eine schwächere auch ihr gegenüber im Entotympanicum.

Auch beim Schädel von *Nothrotherium escrivanense* Reinh. schließlich, demselben, welchen Reinhardt (1878) als Typus dieser Art beschrieben hat, ist an beiden Seiten das Entotympanicum vorhanden (Fig. 41). Es ist denn auch auf Reinhardts Abbildungen deutlich sichtbar, obwohl es im Texte nicht genannt wird. Durch teilweise Lehmbedeckung sind die Grenzen nicht überall deutlich und kann ich nur angeben, daß es lamellenförmig ist, die gewöhnliche Lage hat, das aufgeschwollene Pterygoid erreicht und keinen Sulcus caroticus besitzt.

Bei *Lestodon armatus* sind unterer Rand von Tympanicum und Entotympanicum durch einen ziemlich breiten Zwischenraum getrennt, welcher wie bei *Cholocpus* häufig geschlossen gewesen sein muß. Bei den übrigen Arten habe ich dies nicht untersuchen können.

Auch bei *Megalonyx* muß ein Entotympanicum existiert haben: »Separated from the jugular foramen by a rough ridge,« schreibt Leidy (l. c., S. 10), »the carotid foramen is situated; and in advance of this, also separated by a rough ridge, which is an offset from the auditory process, there is a deep infundibular pit constituting the osseous continuation of the tympanic tube.« Vergleicht man hiermit Leidys Abbildungen der unteren Seite des Schädels, dann ist wohl kein Zweifel möglich, daß dieser »offset from the auditory process« ein Entotympanicum ist; mit seinem unteren Rande liegt es gegen denjenigen des Tympanicum an (wodurch mehr Analogie besteht mit den *Dasypodidae* als mit *Lestodon*), zwischen beiden ist aber (wenigstens an der linken Seite) eine deutliche Grenze gezeichnet. Auch darin stimmt dieses Entotympanicum mit dem normalen Zustande überein, daß es, nach Leidys Abbildung zu urteilen, offenbar eine Rinne für die Carotis hat, welche an der linken Seite selbst in einen Kanal umgebildet zu sein scheint.

Nur bei *Megatherium* muß die Paukenhöhle abweichend gebildet sein, aber weder aus der Literatur noch aus dem einigermaßen beschädigten Kopenhagener Schädel von *M. americanum* Cuv. habe ich den Zustand mit Sicherheit ermitteln können. Jedenfalls ist die Wand der Paukenhöhle, welche nach Analogie der übrigen Genera nach aller Wahrscheinlichkeit durch ein Entotympanicum gebildet wird, derart mit dem Schädel verwachsen, daß keine Nähte mehr sichtbar sind. Sie bildet eine ziemlich lange, horizontale Röhre, welche zwischen Proc. postglenoideus und Anheftungsfläche des Stylohyale gelegen ist und nach innen verschlossen ist, nach außen aber mit einer Öffnung endet. Diese Röhre stimmt überein mit dem von Leidy (bei *Megatherium mirabile*) und Owen beschriebenen »äußeren Gehörgange«, welcher aber, wie schon oben (S. 479 ff.) bemerkt wurde, nach Owens Beschreibung kein äußerer Gehörgang sein kann, da er sich aus Petrosum und Mastoid zusammensetzt. Mit diesem »Petrosum« wird vielleicht das Entotympanicum gemeint. Abweichend von Owen schreibt Turner (1851): »tympanic bone attached, small, and not inflated; immediately in front of the circular facet for the stylohyal bone there descends a strong process, which may probably belong to the tympanic bone and

form a portion of a vaginal process)«. Dies letztere kann das Entotympanicum sein. Es scheint mir, daß Turner recht hat, und der sog. »äußere Gehörgang« mithin teilweise besteht aus dem mit Schädel und Entotympanicum verwachsenen Tympanicum, daß aber das Trommelfell dicht am Rande der Röhre befestigt gewesen ist und der äußere Gehörgang demnach kurz ist, während der übrige Teil der Röhre durch eine nach innen gerichtete Verbreiterung des Tympanicum oder eine nach außen gerichtete des Entotympanicum gebildet wird, ungefähr so wie bei *Bradypus*. Diese Auffassung ist in Übereinstimmung damit, daß die Öffnung der Röhre, der Porus acusticus, ein wenig nach außen von der großen Anheftungsfläche des Stylohyale liegt, ebenso wie der Annulus tympanicus bei *Lestodon*. Gewißheit habe ich aber diesbezüglich nicht bekommen können[1].

Bei *Nothrotherium* hat das Entotympanicum vorn einen nach oben gerichteten Schenkel, welcher gegen den hinteren Rand des Pterygoid in der vorderen Wand der Paukenhöhle gelegen ist und mit seiner Spitze den Recessus epitympanicus erreicht. Der Vergleich mit *Choloepus* macht es sehr wahrscheinlich, daß dieser Schenkel nichts andres ist als ein mit dem Entotympanicum verwachsenes »Ossic. accessorium malleoli«. Diese Vermutung wird fast zur Gewißheit durch die Tatsache, daß ich ein derartiges Knöchelchen, aber nicht verwachsen, auch bei *Scelidotherium* spec. und *Lestodon armatus* antraf; es liegt hier als ein kurzes und dickes Knochenstückchen in der vorderen oberen Wand der Paukenhöhle vor dem Recessus epitympanicus, beim letzteren nach unten noch das Entotympanicum fast oder ganz erreichend, beim ersteren weit davon getrennt (Fig. 39 und 40).

Die Tuba auditiva muß wie bei *Choloepus* im vorderen Teile des Spaltes zwischen Tympanicum und Entotympanicum die Paukenhöhle verlassen haben.

Die Carotis interna verläuft meistens, wie schon bei der Beschreibung des Entotympanicum erwähnt wurde, in einer Rinne des letzteren zum For. lacerum ant., um durch dieses in den Schädel zu gelangen.

[1] Reinhardt (1878, S. 277) sagt, daß das Tympanicum bei allen *Megatheriidae*, wo man in der Gelegenheit gewesen ist es kennen zu lernen, nämlich *Megatherium*, *Mylodon* und *Scelidotherium*, ein einfacher Knochenring ist; selbst scheint er es nicht gesehen zu haben, und ich weiß demnach nicht, worauf sich seine Angabe bezüglich *Megatherium* stützt.

Sinus epitympanicus.

Bei *Scelidotherium* spec., *Lestodon armatus*, *Grypotherium darwini* und *Mylodon gracilis* ist der Recessus epitympanicus zwar ziemlich groß und tief, aber führt nicht in eine Nebenhöhle im Squamosum. Bei *Nothrotherium escrivanense* ist dieses aller Wahrscheinlichkeit nach wohl der Fall; beide Recessus epitympanici des untersuchten Schädels sind größtenteils mit Lehm gefüllt; rechts bleibt hierin eine kleine Öffnung übrig, durch welche man mit einer Borste eine beträchtliche Strecke nach oben in den Schädel eindringen kann. Hieraus kann man also wohl auf eine Nebenhöhle im Squamosum schließen, um so mehr, da dieser Knochen auch äußerlich ein wenig angeschwollen ist. Das letztere ist auch Reinhardt (1878, S. 277) aufgefallen und hierdurch und wegen der sonstigen Übereinstimmung mit *Choloepus* vermutete auch er schon das Dasein einer Höhle im Squamosum.

Nothrotherium escrivanense hat ferner, wie ebenfalls von Reinhardt beschrieben ist, eine Aufblähung des Pterygoid, ähnlich der, aber noch viel größer als die von *Choloepus*, und von Gervais (1867/69, S. 253) irrtümlich beschrieben als »caisse auditive«. Ob eine Kommunikation mit der Höhle im Squamosum besteht, ist, wie Reinhardt sagt, nicht zu ersehen, da die Wände der Höhle im Pterygoid mit Erde und Lehm bedeckt sind; Reinhardt hielt eine derartige Kommunikation für wahrscheinlich, weil er meinte, daß sie auch bei *Choloepus* bestände: da dies aber unrichtig ist (s. S. 478), liegt kein Grund mehr vor, um bei *Nothrotherium* die Verbindung wohl anzunehmen.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *Scelidotherium* spec. ist ein deutliches, ziemlich dickes Tympanohyale vorhanden, in der gewöhnlichen Weise aus dem Tegmen tympani hinter dem Rec. epitympanicus entspringend und sich wie bei den *Bradypodidae* mit seiner Spitze gegen das Mastoid anlegend; bei einem der beiden untersuchten Schädel ist diese Spitze deutlich begrenzt (Fig. 39), während sie bei dem andern mit dem Mastoid verschmolzen ist. Zwischen Tympanohyale und Mastoid liegt das Foramen stylomastoideum.

Bei *Lestodon* und *Mylodon gracilis* sind Tympanohyale und For. stylomastoideum ebenfalls deutlich zu erkennen, das erstere ist mit seiner Spitze aber ganz mit dem Mastoid verschmolzen und seine Endfläche bildet nur einen kleinen vorderen Teil einer großen, glatten, ovalen oder kreisrunden und etwas konkaven Fläche,

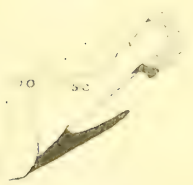
welche größtenteils durch das Mastoid gebildet wird und nach innen durch den Proc. paroccipitalis wie durch einen erhabenen Rand begrenzt wird (Fig. 40). Die Articulationsfläche für das Stylohyale, woran sich auch bei den *Bradypodidae* das Mastoid beteiligt, hat sich hier demnach noch viel weiter hierüber ausgebreitet. Diese Vergrößerung scheint bei den *Gravigrada* Regel zu sein. Eine Ausnahme macht *Scelidotherium*, wo der übereinstimmende Teil des Mastoid nicht konkav ist und eine rauhe Oberfläche hat, wodurch wahrscheinlich wird, daß hier das Stylohyale nur mit dem Tympanohyale verbunden ist (Fig. 39). Das letztere ist wahrscheinlich auch bei *Nothrotherium* der Fall. Das andre Extrem zeigt *Megatherium*, wo die Anheftungsfläche, wie auch Owen beschrieben hat, außerordentlich groß ist. Owen und Burmeister beschrieben sie auch bei verschiedenen andern Arten (*Grypotherium darwini*, *Mylodon gracilis* und *robustus*) und Leidy (l. c.) bei *Megalonyx* folgendermaßen: »Wedged between the auditory process [Tympanicum] and a short inconspicuous para-mastoid process, there exists a robust, cylindroid tuberosity terminated by a concave discoidal surface for articulation with the stylohyal bone. Internal to the process just described, is the jugular foramen.«

Während das Foramen stylomastoideum dicht am oralen Ende der Anheftungsfläche des Stylohyale liegt, wird an dessen hinterem Ende oft eine zweite Öffnung gefunden, wahrscheinlich ein Foramen mastoideum. Vermutlich ist diese Öffnung die Ursache, daß Leidy von einem doppelten For. stylomastoideum redet.

Myrmecophagidae.

Wand der Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

Fig. 42.



Myrmecophaga, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *s.c.* Sulcus caroticus.

Das Tympanicum (Fig. 42), mit Squamosum und Mastoid verwachsen, hat die Gestalt eines unten sehr breiten, nach oben schmaler werdenden Ringes. Es zeigt die meiste Übereinstimmung mit dem von *Bradypus*, da es sich sowohl an der Begrenzung der Paukenhöhle beteiligt, wie auch einen Recessus meatus bildet. Schon Hyrtl (1845) nennt diesen äußeren Gehörgang.

Nach Hyrtl bildet das Tympanicum bei *Myrmecophaga* keine

obere Wand des äußeren Gehörganges; nach Wagner (1858) und Denker (1899) jedoch soll letzterer ringsum geschlossen sein. Durch die Verwachsung der Nähte ist es schwer zu entscheiden, aber besonders durch Untersuchung eines jungen Schädels von *Myrmecophaga tridactyla* L. (*jubata* L.) scheint mir die letztere Auffassung die richtige insofern, als es der Annulus tympanicus selbst ist, dessen beide Schenkel sich berühren.

Das Paukenfell ist stark geneigt. Äußerlich ist keine Grenze zu sehen zwischen demjenigen Teile des Tympanicum, welcher den äußeren Gehörgang bildet und dem, welcher die Paukenhöhle begrenzt. Die ganze Unterfläche des Tympanicum ist bei *Myrmecophaga tridactyla* in medio-lateraler Richtung stark aufsteigend, bei *Tamandua* ist die Neigung geringer und bei *Cycloturus* verläuft die untere Fläche ungefähr horizontal.

Der Teil des Tympanicum, welcher die Wand der Paukenhöhle bilden hilft, besteht bei *Myrmecophaga* hauptsächlich aus einem ventralwärts gerichteten, unregelmäßig dreieckigen Fortsatze des unteren Randes des Annulus.

Die innere Wand der Paukenhöhle wird nicht, wie bei den *Bradypodidae* durch ein Entotympanicum gebildet, sondern statt dessen durch das Basioccipitale, dessen hoher, nach unten umgebogener Seitenrand einen wahren Proc. tympanicus bildet, welcher außerdem in seiner nach der Paukenhöhle gerichteten Oberfläche ein wenig ausgehöhlt ist und so eine kleine Nebenhöhle bildet. Bei *Cycloturus* ist dieser Rand des Occipitale bedeckt durch das weit nach hinten sich erstreckende Pterygoid. Derartig aufgerichtete Seitenränder zeigt in geringerem Grade auch das Basioccipitale von *Choloepus*; hier werden sie aber durch das Entotympanicum von der Paukenhöhle ausgeschlossen. Es ist also offenbar eine direkte Folge der Reduktion des Entotympanicum, daß bei den *Myrmecophagidae* das Basioccipitale in die Wand der Paukenhöhle aufgenommen ist.

Das Entotympanicum ist jedoch vermutlich nicht ganz geschwunden, muß vielmehr gesucht werden in einer Knochenlamelle, welche bei *Myrmecophaga* die hintere Wand der Paukenhöhle bildet und hier hauptsächlich zwischen Petrosum, Basioccipitale, Exoccipitale und Tympanicum eingeschoben ist. Ihre Lage stimmt mutatis mutandis ziemlich überein mit dem hinteren Teile des Entotympanicum von *Choloepus*; sie ist aber nicht durch deutliche Nähte vom Tympanicum und Mastoid getrennt, so daß nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob sie ursprünglich ein selbständiges Knochenstück

gewesen ist. Bei *Cycloturus* ist sie höchstwahrscheinlich besser entwickelt und schließt das Basioccipitale von der Begrenzung der Paukenhöhle aus (s. unten, S. 489).

Außer der Konkavität im Proc. tympanicus des Basioccipitale gibt es eine zweite, tiefere Aushöhlung in der vorderen Wand der Paukenhöhle, welche hinten am harten Gaumen vor dem Tympanicum an beiden Seiten eine Ausbuchtung verursacht. Bei *Cycloturus* fehlt diese Ausbuchtung, obwohl die Aushöhlung, sei es auch stark reduziert, noch vorhanden ist. Diese Nebenhöhle sollte nach der gewöhnlichen Angabe (Huxley, 1864, Flower, 1885) durch Pterygoid und Alisphenoid eingeschlossen sein, welche beide Knochen ganz miteinander verwachsen sind, nach Köstlin (1844, S. 154) aber nur durch das Pterygoid. Denker (1904) konnte (bei *Myrmecophaga*) in der Tat feststellen, daß die ventrale Wand zum Pterygoid gehört, während die dorsale und mediale Begrenzung höchstwahrscheinlich durch das Alisphenoid gebildet wird. Die *Myrmecophagidae* gehören demnach zu den seltenen Fällen, wobei die Paukenhöhle durch das Pterygoid begrenzt wird. De Blainville (1822, der die Höhle mit Unrecht durch das Palatinum gebildet werden läßt) erwähnt, daß sie von der Paukenhöhle getrennt ist durch eine Membran, welche durch eine Öffnung durchbohrt wird.

Bei *Tamandua* findet sich noch eine mehr nach vorn gelegene Ausbuchtung des Gaumens, deren Höhle jedoch durch eine dünne Knochenwand von der erstgenannten getrennt ist und daher nicht mit der Paukenhöhle zusammenhängt (Huxley).

De Blainville suchte vergebens nach der Tuba auditiva und auch Hyrtl (1845) und Denker (1899) fanden am Schädel von *Myrmecophaga tridactyla* kein Orificium tubae und folgerten hieraus, daß eine Tuba fehle. Die Unrichtigkeit hiervon ist erst durch Zuckerkandl (1904) und Denker (1904) selbst bewiesen: der erstere zeigte bei *Myrmecophaga tridactyla*, der letztere bei *Cycloturus didactylus* die Existenz einer Tuba. Unabhängig von ihnen hat auch Boenninghaus (1904, S. 239) das Orificium tubae richtig interpretiert und schon viel früher scheint es auch durch Rapp (1852, S. 56) beobachtet zu sein. Die Ursache der Verwirrung ist darin zu suchen, daß die Öffnung, wie Boenninghaus und Denker auseinandergesetzt haben, als Folge der Verlängerung des harten Gaumens nach hinten verschoben ist, so daß sie nun eine einigermaßen abnormale Lage, nämlich ganz hinten in der Paukenhöhle (wie bei *Echidna*) bekommen hat. Hier liegt sie zwischen Tym-

panicum und Proc. tympanicus des Basioccipitale oder bei *Cycloturus* zwischen Tympanicum und Pterygoid (das mutmaßliche Entotympanicum liegt mehr caudal und führt direkt in den unteren und hinteren Teil der Paukenhöhle.

Arterienverlauf.

Eine Folge der Reduktion des Entotympanicum ist, daß die Carotis interna, wie es Hyrtl (1854) bei *Tamandua* und Pouchet (1874) bei *Myrmecophaga* gezeigt haben, innerhalb der Paukenhöhle verläuft. Sie erreicht diese hinten durch ein For. carot. post., welches in einer tiefen Grube liegt, die auch in das For. jugulare führt, und ganz umgeben wird durch das Petrosum, das Basioccipitale und (lateralwärts) durch den Teil der hinteren Wand der Paukenhöhle, welcher wahrscheinlich das reduzierte Entotympanicum vorstellt. Innerhalb der Paukenhöhle läuft die Carotis (bei *Myrmecophaga*) in einem sehr deutlichen Sulcus längs dem Promontorium nach vorn, wo sie durch ein kleines For. caroticum, normal zwischen Petrosum und Sphenoid liegend, in die Schädelhöhle gelangt. Dieses Foramen liegt natürlich innerhalb der Paukenhöhle und ist außen am Schädel nicht sichtbar.

Bei *Cycloturus* ist der Zustand anders: hier hat Denker (1904) gefunden, daß die Carotis durch einen geschlossenen, von der Paukenhöhle getrennten Kanal läuft. Ich kann dies bestätigen: nur finde ich die Wand, welche den Kanal von der Paukenhöhle trennt, von einer größeren oder kleineren Öffnung durchbohrt. Diese Wand ist wahrscheinlich ein Entotympanicum, welches hier also weniger reduziert sein würde als bei *Myrmecophaga*. Der Kanal entsteht von selbst dadurch, daß der untere Rand von Entotympanicum und Tympanicum sich gegen den Rand des Basioccipitale anlegen: er wird demnach eingeschlossen durch Petrosum, Basioccipitale und Entotympanicum und ist nicht zu vergleichen mit dem Carotiskanal von *Bradypus* und den *Dasypodidae*.

Eine weitere Eigentümlichkeit von *Cycloturus* ist ein ebenfalls durch Denker (1904) beschriebener Kanal, dessen Eingang unmittelbar medial vom For. carot. post. gefunden wird und welcher von hier aus, wahrscheinlich zwischen Basioccipitale und Pterygoid eingeschlossen, nach vorn verläuft, wo er in die Rachenhöhle mündet. Denker vermutet, wahrscheinlich richtig, daß er für die Art. maxillaris int. bestimmt ist; er hat unzweifelhaft seine Entstehung der caudalwärts gerichteten Verlängerung der Pterygoidea zu danken.

Bei *Tamandua* hat Hyrtl 1850 eine schwache Arteria stapedia entdeckt, welche er aber in seiner ausführlichen Beschreibung (1854) der Arterien dieses Tieres nicht mehr nennt.

Die obengenannte Durchbohrung der Wand des Carotiskanals von *Cycloturus* macht es wahrscheinlich, daß auch hier eine Art. stapedia gefunden wird.

Sinus epitympanicus.

Der Recessus epitympanicus von *Myrmecophaga*, von Hyrtl beschrieben als »eine kleine Nebenhöhle für die Gehörknöchelchen«, ist tief und durch eine kleine Konkavität des Squamosum vergrößert; diese gleicht in jeder Hinsicht der Nebenhöhle, die ich auf S. 477 für einen Schädel von *Choloepus hoffmani* beschrieben habe.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Gleich hinter dem äußeren Gehörgange liegt das For. stylomastoideum. Wie aus jungen Schädeln hervorgeht, liegt es bei *Myrmecophaga* zwischen Tympanicum und Mastoid und wird nach innen durch ein dünnes Tympanohyale begrenzt. Mit Tympanicum und Mastoid zusammen bildet dies letztere eine kurze dritte Abteilung des Facialiskanals. Bei erwachsenen Schädeln ist das Tympanohyale noch zu unterscheiden, obwohl wegen Verwachsung mit der Umgebung nicht deutlich.

Das Stylohyale ist übrigens nur lose mit dem Schädel verbunden, entweder nach Owen, 1862, Pouchet u. a.) nur durch einen Muskel (den Musc. stylomastoideus), oder dadurch, daß ein Teil des Hyoid ligamentös ist (Flower, 1885). Parker (1886[a]) erwähnt ein knöchernes Tympanohyale, nur durch Ligament mit dem Reste des Zungenbeins verbunden, schon von einem Embryo von *Cycloturus didactylus*.

Dasypodidae.

Wand der Paukenhöhle und äußerer Gehörgang.

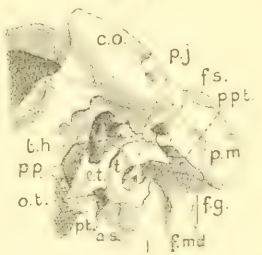
In dieser Familie findet man, was die Verknöcherung der Wand der Paukenhöhle anbelangt, alle möglichen Übergänge.

Alle recenten *Dasypodidae*, außer *Chlamydophorus* und *Dasypus* (einschl. *Zaëdius*) haben ein hufeisenförmiges, nicht oder schwach mit dem Schädel verwachsenes Tympanicum, welches keinen äußeren

Gehörgang bildet. Hyrtl (1845) erwähnt einen knöchernen Gehörgang für *Xenurus unicinctus*; an den beiden von mir untersuchten Schädeln fehlt er in Übereinstimmung mit der Angabe von Giebel (1861). Eine Superficies meatus fehlt bei *Tatusia* ganz; bei *Priodontes* ist er deutlich, horizontal und nicht von der Fossa glenoidea getrennt, aber nach hinten begrenzt durch einen Fortsatz, der teilweise durch das Squamosum (Proc. posttympanicus) an seiner Spitze aber durch das Mastoid gebildet wird (s. Fig. 43).

Bei *Xenurus unicinctus* L. wird die Paukenhöhle vollständig geschlossen durch ein großes Entotympanicum; das Tympanicum beteiligt sich daran nicht. Das Entotympanicum unterscheidet sich von dem von *Choloepus* dadurch, daß es sich an das Tympanicum anlegt, von dem von *Bradypus* dadurch, daß es nicht mit diesem Knochen verwächst. Sein oberer Rand legt sich gegen das Petrosum, nach innen berührt es das Basisphenoid und das Basioccipitale, nach vorn erstreckt es sich bis zum Pterygoid, nach hinten bis zum Tympanohyale, mit welchem es bei alten Schädeln verschmilzt. Die der Paukenhöhle zugewandte Oberfläche ist flach, nicht ausgehöhlt, die Außenseite ist konvex. Vorn bleibt zwischen Tympanicum und Entotympanicum ein Orificium tubae offen.

Fig. 43.



Priodontes giganteus E. Geoffr., Ventralansicht, etwas verkl. *a.s.* Alisphenoid; *e.o.* Condylus occipit.; *e.t.* Entotympanicum; *f.g.* For. postglenoideum; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *o.t.* Orificium tubae; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.m.* Proc. mastoideus; *p.p.* Pars petrosa; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pt.* Pterygoid; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

Weniger vollständig ist das Entotympanicum bei *Priodontes giganteus* E. Geoffr. (Fig. 43). Bei der Maceration geht es hier meistens verloren, welcher Tatsache es wahrscheinlich zum Teil zuzuschreiben ist, daß es, soweit mir bekannt, in keiner einzigen Beschreibung genannt wird[1]. In einem der zwei Fälle, in denen ich es antraf, berührt es noch das Petrosum, im andern war es hiervon durch einen Spalt getrennt, vorn reicht es entweder bis an das Pterygoid oder nicht; nach hinten berührt es nicht oder kaum mittels eines schmalen Ausläufers das Tympanohyale; lateralwärts legt es sich gegen das Tympanicum, aber zwischen beiden bleibt ein weites Orificium tubae offen.

[1] Es wird abgebildet durch Cuvier, Oss. foss., Taf. 212, Fig. 2.

Von *Tolypeutes tricinctus* L. sagt Owen (1853): »The tympanic is a distinct lamina of bone bent in a half-circle; the membrane connecting its inner and under border with the lower part of the petrosal is not ossified so as to form a continuous tympanic bulla as in the *Dasypus peba*.« Ich finde dagegen bestimmt eine Verknöcherung in der Wand der Paukenhöhle, bestehend aus einem Entotympanicum, welches in der Hauptsache mit dem von *Xenurus* übereinstimmt, aber weniger stark entwickelt ist und nicht, oder wenigstens nicht immer das Tympanicum und das Tympanohyale erreicht. Das Orificium tubae ist also nicht deutlich.

Am meisten reduziert ist das Entotympanicum bei *Tatusia* (die vorhin erwähnte Bemerkung von Owen über *Dasypus* [*Tatusia*] *peba* beruht, wie auch Murie bemerkt, sicher auf einem Irrtum). Bei zwei Schädeln von *Tatusia novemcincta* L. finde ich ein kleines, länglich-lamellenförmiges oder ovales Knochenstückchen dem unteren Rand des Petrosum anliegen, da wo dasselbe an das Basioccipitale grenzt. Das Knöchelchen hat Ähnlichkeit mit der ersten Anlage des Entotympanicum von *Choloepus* und ist auch ganz lose, so daß es an den meisten Schädeln verloren gegangen ist. Ein Orificium tubae ist natürlich beim trockenen Schädel nicht vorhanden. Die untere Wand der Paukenhöhle zwischen diesem reduzierten Entotympanicum und dem Annulus wird durch ein Blatt hyalinen Knorpels verschlossen.

Während also die Verknöcherung der Bulla in der Reihe *Xenurus—Tatusia* stets unvollständiger geworden ist, erreicht sie anderseits bei *Dasypus* und *Chlamydophorus* die größte Entwicklung, so daß hier im erwachsenen Zustande kein gesondertes Entotympanicum mehr zu unterscheiden ist. Daß es ursprünglich als eine eigne Verknöcherung entsteht, ist zwar sehr wahrscheinlich aber noch nicht bewiesen. Vielleicht hat Köstlin (1844) eine Grenze zwischen Entotympanicum und Tympanicum gesehen, wenigstens sagt er (S. 132), daß bei der von Cuvier »Encoubert« (d. i. *Dasypus sexcinctus*) genannten Art, ebenso wie bei dem »Cabassou« (*Xenurus unicinctus*) eine Bulla gebildet wird, dadurch daß das Felsenbein an seiner unteren Seite eine niedrige, senkrechte Platte trägt, welche sich mit ihrer konkaven Außenfläche gegen den Annulus legt. Jedenfalls ist es nicht richtig, daß diese Platte zum Petrosum gehöre: die Bulla von *Dasypus* ist durch eine deutliche Naht von diesem Knochen getrennt.

Die Bulla von *Dasypus* (Fig. 44) ist niedrig, hat vorn, ganz von

ihr umgeben, ein sehr kleines Orificium tubae und geht nach außen in einen äußeren Gehörgang über, mittels dessen sie mit dem Schädel (Squamosum und Mastoid) verwachsen ist. Dieser Gehörgang besteht aus einem Recessus und einem zylindrischen Teile, dessen obere Wand durch die Superficies meatus gebildet zu sein scheint, vordere, untere und bei alten Schädeln auch die hintere Wand durch das Tympanicum. Jedenfalls ist er erst spät vollständig verknöchert: bei einem fast erwachsenen *Dasypus sexcinctus* L. finde ich nur die vordere Wand verknöchert, die untere Wand offen, die hintere Wand nur gebildet durch einen Fortsatz des Schädels, welcher mit Rücksicht auf seine Übereinstimmung mit *Priodontes* wahrscheinlich ein Proc. mastoideus ist (jedenfalls kein Proc. jugularis, wofür Hyrtl ihn hält). Später wird die untere Wand geschlossen durch eine von der vorderen Wand auswachsende horizontale Lamelle, welche sich mit dem vorhin genannten Fortsatze vereinigt, jedoch so, daß proximal eine Öffnung zwischen beiden offen bleibt, wodurch der Facialis nach außen gelangt. Bei alten Schädeln scheint der Gehörgang auch von dem vermutlichen Proc. mastoideus durch eine eigne Wand getrennt zu sein.

Fig. 41.

Dasypus sexcinctus L., Ventralansicht, etwas verkl. *b.* Bulla; *c.o.* Condylus occipit.; *f.c.* For. caroticum; *f.md* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.a.* Meatus acust. ext.; *s.c.* Sulcus caroticus; *t.h.* Tympanohyale.

Chlamydophorus besitzt nach der Beschreibung von Hyrtl 1855) eine geräumige, ovale Bulla, welche mit derjenigen der Nagetiere Ähnlichkeit hat. »On its lower and inner aspect this bulla is somewhat contracted, and is pierced immediately behind the pterygoid plate by a minute orifice leading into the eustachian tube« (Atkinson 1871). Ferner ist ein langer, knöcherner äußerer Gehörgang vorhanden, welcher aber nur durch Faserknorpel mit der Bulla verbunden ist, und selbst wieder aus drei Knöchelchen besteht; Hyrtl beschreibt ihn weiter in dieser Weise: »Quin imo ipsissimus hic meatus auditorius, duobus tubulis osseis, cartilagine rite coaptatis, constat, quorum unus cum tympano cohaeret, alter ad concham auris cartilagineam dirigitur, et, priusquam eam attingat, tertii ossiculi accessione quidquam prolongatur, quod vero non tubulosum, vel annullare, sed breve et quidquam incurvum, mediocre hujus tubi ossei alioquin longissimi addimentum sistit. Prior tubulus a tympano recta sursum fertur, dein super processus zygomatici

radicem antrorsum curvatur, et alteri tubulo associatur, qui ad aperturam auris externam, oculo vicinam, recto itinere tendit« (l. c., p. 15). Wie Hyrtl und Atkinson zu Recht bemerken, ist dies nicht der echte knöcherne Gehörgang, sondern der knorpelige, welcher sekundär verknöchert ist, wie das bei einigen *Rodentia* vorkommen kann. Atkinson nennt außerdem noch einen kurzen, wahren knöchernen Gehörgang, von welchem der durch Hyrtl beschriebene die Fortsetzung bildet. Derselbe beschreibt auch das mittlere der drei Stücke, aus welchen der Gehörgang besteht, als knorpelig.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch ein Stück des zylindrischen Teils des Gehörganges von *Dasypus* als Verknöcherung eines Teils des knorpeligen entsteht. Mit dem Zustand von *Chlamydophorus* vergleichbar ist auch ein dünner Halbring, den ich bei einem Schädel von *Xenurus unicinctus* der äußeren Wand des Tympanicum angelagert fand.

Über die Entwicklung des Entotympanicum ist nichts bekannt. Daß es knorpelig vorgebildet wird, ist mit Bezug auf das Vorkommen von Knorpel in der Wand der Paukenhöhle bei *Tatusia* sehr wahrscheinlich. Vielleicht ist es dieser Knorpel, welchen Parker (1886[a]) bei *Tatusia* abbildet als Knorpel im Annulus (s. S. 355). Hingegen spricht Parker bei der Beschreibung eines Embryos von *Dasypus villosus* nur von »fibrous tissue«, welches den ansehnlichen Raum zwischen Annulus und Basis cranii ausfüllt.

Arterienverlauf.

Für *Chlamydophorus* gibt Hyrtl nur an, daß der Canalis caroticus die Pars petrosa des Schläfenbeins durchbohre. Bei den übrigen Genera, *Tatusia* natürlich ausgenommen, ist in der medialen Wand des Entotympanicum ein meistens tiefer Sulcus caroticus vorhanden, welcher auch zu einem Kanal geschlossen sein kann und welcher vorn nahe dem For. lacerum ant. endigt (Fig. 44). Wenn ein geschlossener Kanal vorhanden ist, kann dieses Foramen ebenso wie bei *Bradypus* überdeckt sein. Dies alles ist individuell variabel und kann selbst, wie H. N. Turner (1848) bemerkt, bei demselben Individuum links und rechts verschieden sein.

Sinus epitympanicus.

Hyrtl, der unter seiner »oberen Nebenhöhle« auch den Rec. epitympanicus versteht, gibt diese Höhle an für *Chlamydophorus*,

Tatusia novemcincta (die »Kaschikame«) und *Xenurus unicinctus*. Bei der letzten Art soll sie sich bis zum oberen Rande des Squamosum erstrecken, so daß hier bisweilen eine wirkliche Nebenhöhle vorzukommen scheint. Konstant ist es jedoch nicht, da ich bei *Xenurus unicinctus*, sowohl wie bei *Tolypeutes*, *Tatusia* und *Priodontes*, nie mehr als einen gewöhnlichen Rec. epitympanicus antraf[1].

Nur bei *Dasypus* finde ich eine kleine Nebenhöhle, welche über dem äußeren Gehörgange gelegen ist und von der lateralen Wand des Rec. epitympanicus ausgeht. Ob diese Höhle ganz im Squamosum liegt, ist wegen des Fehlens von Nähten nicht zu entscheiden.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *Tatusia*, *Priodontes*, *Xenurus* und *Tolypeutes* ist ein deutliches Tympanohyale vorhanden, welches nach innen vom hinteren Schenkel des Annulus gelegen ist und sich mit seiner Spitze an das Mastoid anlegt, mit dem es demnach ein vollständiges For. stylomastoideum einschließt. Bei den drei letztgenannten Genera ist die Endfläche verbreitert durch eine kleine blattförmige Verbreiterung, wodurch sie fast oder ganz in Berührung kommt mit dem Entotympanicum. Bei *Priodontes* legt sich diese Verbreiterung außerdem an das Exoccipitale, wodurch zwischen Tympanohyale, Mastoid und Exoccipitale eine zweite Öffnung hinter dem For. stylomastoideum eingeschlossen wird (siehe Fig. 43).

Murie (1875) beschreibt das Tympanohyale von *Tolypeutes* als »a styloid process, the narrow ledge in its position supporting the tympanic«. Was er außerdem noch als »Tympanohyale« beschreibt und abbildet, kann nichts andres sein als das Entotympanicum.

Bei *Dasypus* (*sexcinctus*) ist das dünne Tympanohyale ganz mit der Umgebung verwachsen, seine Spitze ist äußerlich sichtbar in einem Grübchen hinten an der Bulla, zwischen dieser und dem Mastoid liegend und weit getrennt vom mehr lateralwärts zwischen äußerem Gehörgang und dem (mutmaßlichen) Proc. mastoideus gelegenen For. stylomastoideum (Fig. 44). Dieses letztere liegt am Ende einer ziemlich langen dritten Abteilung des Can. Fallopii. Der erste Teil dieser Abteilung wird wie gewöhnlich gebildet durch Tympanohyale, Mastoid und Tympanicum und endet mit einer Öffnung, welche gleichwertig ist mit dem For. stylomastoideum der übrigen

[1] Was Parker bei *Tatusia*- und *Dasypus*-Embryonen als »Foramen pneumaticum« abbildet, ist das Foramen postglenoideum.

Dasypodidae. Bei jungen Tieren verläßt der Facialis denn auch an dieser Stelle den Schädel: mit der Ausbildung der unteren Wand des äußeren Gehörganges wird die Öffnung ersetzt durch die, welche, wie oben beschrieben, zwischen dieser Wand und dem Proc. mastoideus offen bleibt. Da eine eigne Verknöcherung der hinteren Wand des Gehörganges (wenigstens anfänglich) fehlt, ist dieser letztere Teil des Facialiskanals nach vorn offen und der Facialis nicht durch Knochen vom äußeren Gehörgange getrennt.

Bei *Tatusia* finde ich das Stylohyale nur durch den Muse. stylomastoideus an den Schädel befestigt, wie es bei *Myrmecophaga* der Fall ist.

Glyptodontidae.

Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum der *Glyptodontidae* ist nicht bekannt; es muß nur lose mit dem Schädel verbunden gewesen sein und hatte demnach wahrscheinlich die gewöhnliche Hufeisenform.

Trotz des Fehlens eines Tympanicum spricht Burmeister (1870/74) doch von einem äußeren Gehörgang und Gehöröffnung, welche durch das Petroso-mastoid gebildet werden, aber nach unten wegen der Abwesenheit vom Tympanicum offen sein sollen. Vergleicht man jedoch die deutlichen und ausführlichen Beschreibungen und Abbildungen von Burmeister mit einem Schädel von *Priodontes*, welcher, was das Perioticum angeht, bis in Einzelheiten mit *Glyptodon* übereinstimmt, so zeigt sich überzeugend, daß Burmeister den letzten Teil des Sulcus facialis mit dem For. stylomastoideum für einen äußeren Gehörgang und eine Gehöröffnung gehalten hat und daß der knorpelige Gehörgang mehr nach vorn hat verlaufen müssen: die Superficies meatus unterscheidet sich von der von *Priodontes* nur dadurch, daß sie nicht in einer Ebene mit der Fossa glenoidea liegt, sondern tiefer in einer Konkavität des Squamosum zwischen Fossa glenoidea und Proc. posttympanicus. Burmeister ist wahrscheinlich dadurch zu seiner unrichtigen Auffassung gelangt, daß das Mastoid mit seinem Processus weit nach vorn zu liegen gekommen ist, lateral von der Pars petrosa, statt wie gewöhnlich mehr nach hinten; dadurch kommt nämlich das For. stylomastoideum ungefähr auf der Höhe von der Fen. vestibuli zu liegen. Bei *Priodontes* ist es übrigens gerade so.

Huxley (1865, S. 55) suchte (bei *Glyptodon clavipes*) den äußeren Gehörgang noch weiter nach hinten: was Owen in dem »Catalogue

of fossil Mammalia and Aves« (S. 384) als »perforated depression for the digastric muscle« beschreibt, ist, sagt er, der äußere Gehörgang, und was Owen »petromastoid below the digastric depression« nennt, ist ein Teil des Tympanicum. Aus Huxleys Abbildung geht aber hervor, daß er in beiden Fällen unrecht hat: was er äußeren Gehörgang nennt, ist das For. mastoideum, und sein »part of the tympanic element of the temporal bone« gehört zum Mastoid. Kein Wunder also, daß Huxley sich verwundert über den »für ein so großes Tier auffällig kleinen« äußeren Gehörgang! Zu dieser unrichtigen Auffassung ist er augenscheinlich dadurch gelangt, daß er *Glyptodon* vergleicht mit *Euphractus* (= *Dasypus*), also gerade mit einem der *Dasypodidae*, welcher in diesem Schädelteile am wenigsten primitiv ist. Dadurch kommt er auch dazu, zu erklären, daß die Bulla »abgebrochen« ist, während doch in Wirklichkeit an den Schädeln keine Bruchstellen gefunden werden und die Bulla demnach, falls sie vorhanden gewesen wäre, nur lose am Schädel befestigt gewesen sein kann. Ich vermute, daß sie durch ein Entotympanicum gebildet wurde.

Sinus epitympanicus.

Für verschiedene *Glyptodonten* beschreibt Burmeister eine Höhle im Squamosum, welche mit der Paukenhöhle kommunizieren und außerdem mittels Kanälen verbunden sein sollte mit mehreren Gefäßöffnungen an der Oberfläche des Squamosum (l. c., S. 15). Eine dieser Öffnungen liegt auf der Grenze von Mastoid und Occipitale und ist zweifelsohne zu vergleichen mit dem For. mastoideum der *Dasypodidae* (z. B. *Priodontes*), welches hier die Art. occipitalis durchläßt (Hyrtl), aber nicht in eine mit der Paukenhöhle zusammenhängende Höhle des Squamosum führt. Bei *Glyptodon typus* Nodot aus dem Museum zu Kopenhagen finde ich nun einen ziemlich tiefen wie gewöhnlich zwischen Petrosum und Squamosum gelegenen Rec. epitympanicus, welcher jedoch nicht in eine Höhle im Squamosum führt; diese Höhle hängt also gewiß nicht mit dem Cavum tympani zusammen und auch hierin ist demnach kein Unterschied mit *Priodontes*. Burmeister nennt diese Kommunikation nur beiläufig und kommt in den ausführlicheren Beschreibungen der Höhle im Squamosum nicht mehr auf sie zurück. Dies gibt Recht zur Annahme, daß die Kommunikation nie bestand oder nur durch einen Bruch im Knochen verursacht worden ist.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *Glyptodon* beschreibt Burmeister einen Fortsatz des Perioticum, dessen Bedeutung ihm nicht klar geworden ist. Wie aus einer Vergleichung seiner Fig. 5, Taf. 28, mit *Priodontes* hervorgeht, kann dieser Fortsatz nichts andres sein als das Tympanohyale oder wenigstens die Basis davon: die Spitze mit der Gelenkfläche ist wahrscheinlich abgebrochen. Das Tympanohyale ist dann außer an seiner Basis auch noch etwas weiter herauf mit dem Mastoid verwachsen. Bei *Panochtus* fehlt der Fortsatz, ist aber wahrscheinlich abgebrochen. Auch beim Schädel von *Glyptodon typus*, den ich habe untersuchen können, war kein Tympanohyale vorhanden, aber wohl eine deutliche Narbe auf dem Rande des Tegmen tympani, lateral von der Facialisrinne und hinter dem Recessus, also an der Stelle, wo das Tympanohyale erwartet werden müßte: eine zweite Narbe, übereinstimmend mit einer zweiten Verwachsung mit dem Mastoid, wie Burmeister beschreibt, war nicht sichtbar.

Zusammenfassung.

Die *Xenarthra* sind im allgemeinen gekennzeichnet durch den Besitz eines deutlichen Entotympanicum, welches die Wand der Paukenhöhle ganz oder großenteils bildet.

Das Tympanicum behält meistens die primitive Hufeisenform bei. Bei *Bradypus* unter den *Bradypodidae* und vielleicht bei *Dasypus* und *Chlamydophorus* (bei den *Glyptodontidae* ist das Tympanicum nicht bekannt) ist es nach innen verbreitert und bildet dadurch einen kleinen Teil der Wand der Paukenhöhle, während es gerade bei denselben Genera auch einen knöchernen Recessus meatus bildet. Ein zylindrischer Gehörgang wird nur gefunden bei den genannten *Dasypodidae*; bei *Chlamydophorus* wird er jedoch sicher, bei *Dasypus* vielleicht, nur für einen kleinen Teil durch das Tympanicum gebildet, großenteils aber durch eine Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges, wie das auch bei einzelnen andern Säugetieren (namentlich bei *Rodentia*) angetroffen wird.

Das Entotympanicum ist nach den *Carnivoren* bei den *Xenarthra* am besten entwickelt und am deutlichsten, zum Teil als Folge davon, daß es oft während des ganzen Lebens nicht mit andern Knochen verwächst. Als Abweichung von den *Carnivoren* und *Tupaja* ist es nie blasenförmig aufgeschwollen, aber immer, wenn es nicht reduziert ist, eine flache Lamelle, welche sich caudal von der Tuba vom Petrosum erhebt und an ihrer medialen Wand meistens

einen Sulcus oder Canalis caroticus besitzt. Zweifelsohne zeigt es demnach in dieser Ordnung seine meist primitive Gestalt. Nur bei *Chlamydophorus* ist eine große Bulla vorhanden (Hyrtl), an deren Zusammensetzung möglicherweise sich ein aufgeschwollenes Entotympanicum beteiligt.

Das Entotympanicum findet sich bei allen *Bradypodidae* und *Gravigrada* und wahrscheinlich bei allen *Dasypodidae*; bei *Glyptodonten* ist mit dem Tympanicum auch die weitere knöcherne Wand der Paukenhöhle, falls sie vorhanden gewesen ist, stets verloren gegangen; bei den *Myrmecophagidae* ist das Entotympanicum wahrscheinlich noch als Rudiment vorhanden.

Die meisten Unterschiede liefert es bei den *Dasypodidae*. Bei *Dasypus* und *Chlamydophorus* ist sein Bestehen noch zweifelhaft; hier kommt eine vollständige Bulla vor, welche wahrscheinlich aus der Verwachsung von Tympanicum und Entotympanicum entsteht. Letzteres ist bei den übrigen *Dasypodidae* als selbständiges Knochenstück deutlich sichtbar, nur bei *Tatusia* zu einem sehr kleinen Knochenstückchen reduziert. Jedoch ist bei diesem Genus die weitere Wand der Paukenhöhle hyalin-knorpelig, so daß die Reduktion nur das knöcherne Entotympanicum getroffen hat und nicht seinen knorpeligen Vorläufer.

Wiewohl in den übrigen Fällen noch kein Knorpel bekannt ist, macht dessen Vorkommen bei *Tatusia* es sehr wahrscheinlich, daß das Entotympanicum der *Xenarthra* wie das der *Carnivoren* in Knorpel entsteht.

Myrmecophaga weicht in bedeutendem Maße von den übrigen *Xenarthra* ab, welche trotz ihrer Unterschiede doch sehr leicht miteinander in Übereinstimmung zu bringen sind. Die Abweichungen sind, wenigstens zum größten Teil, mit der Verlängerung des Gaumens in Zusammenhang zu bringen. Diese scheint, wie in andern Fällen (*Echidna*, *Manis*), auch hier einen wichtigen Einfluß auf die Wand der Paukenhöhle gehabt zu haben. Zunächst hat sie, wie in den beiden andern genannten Beispielen, eine Verlagerung der Tuba auditiva und also auch des Orificium tubae nach hinten zur Folge gehabt; hierdurch ist (wie bei *Manis*) das hinter dieser Öffnung gelegene Entotympanicum reduziert, das jetzt vielleicht ganz verschwunden ist, aber wahrscheinlich noch einen kleinen Teil der hinteren Wand der Paukenhöhle bildet; diese Reduktion hat das Basioccipitale in den Bereich der Paukenhöhle gebracht: die Seitenränder dieses Knochens können auch schon bei *Bradypodidae* und *Gravigraden* so stark aufgeschwollen sein, daß sie unter dem Entotympanicum hervorragen

und nur durch diesen Knochen von der Paukenhöhle ausgeschlossen sind; zugleich kommt hiermit die Carotis, welche bei allen andern *Xenarthra* durch das Entotympanicum von der Paukenhöhle getrennt wird, innerhalb dieser Höhle zu liegen, eine primitive Eigenschaft, welche in dieser Weise sekundär bei den *Myrmecophagidae* zurückkehrt. *Cycloturus* jedoch ist in allen diesen Hinsichten weniger abweichend.

Eine besondere Abweichung der *Myrmecophagidae* ist noch der Besitz der Sinus hypotympanici, welche bei allen andern *Xenarthra*, außer wahrscheinlich *Chlamydophorus*, fehlen. Bei den *Myrmecophagidae* liegen sie jedoch anders wie hier, teilweise im Basioccipitale, teilweise in dem durch das Pterygoid gebildeten Teile der Wand.

Auch die Sinus epitympanici sind nicht so stark entwickelt wie man manchmal meint. Sie erscheinen ausschließlich als eine Höhle im Squamosum, vom Rec. epitympanicus ausgehend. Groß ist diese Höhle nur bei den *Bradypodidae* (und auch hier noch mit wahrscheinlich individuellen Ausnahmen), wahrscheinlich bei *Nothrotherium* unter den *Gravigraden*, und vielleicht manchmal bei *Xenurus*. Bei den übrigen ist höchstens eine kleine Konkavität vorhanden.

Das Tympanohyale ist in verschiedenem Maße entwickelt, aber oft breit und stark, namentlich bei den *Bradypodidae* und den *Gravigraden*. Da seine Spitze mit dem Mastoid vereinigt ist, macht es das Hyoid opisthotrematisch.

IX. Carnivora.

Creodonta.

In der Literatur habe ich nur sehr unvollständige Mitteilungen über die Wand der Paukenhöhle der *Creodonten* gefunden. Es ist mit genügender Sicherheit nur zu sagen, daß das Tympanicum wenigstens in den meisten Fällen schmal hufeisenförmig und frei vom Schädel gewesen sein muß, etwa wie bei *Paradoxurus* und *Nandinia* (s. S. 510).

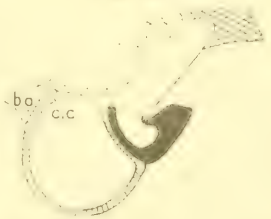
Winge (1895[a], S. 50) sagt, daß bei *Mesonyx* ein großer Teil der Paukenhöhlenwand gebildet zu sein scheint entweder durch Fortsätze der angrenzenden Knochen, oder durch eigne Verknöcherungen. Auf dieses letztere, den Besitz eines Entotympanicum, deuten auch die Figuren, die Cope (1884) von *Mesonyx* gibt, und ich glaube sogar, daß man es in allen jenen Fällen annehmen muß, in denen bei den *Creodonten* von einer »Bulla tympanica« gesprochen wird. Außer bei Winge finde ich jedoch nirgends darüber etwas mitgeteilt und eine nähere Untersuchung ist noch notwendig.

Felidae.

Bulla ossea.

Die Bulla (Fig. 45), welche nur mit dem Squamosum verwächst, ragt sehr stark hervor, ist bei den kleineren Arten im allgemeinen verhältnismäßig stärker aufgebläht als bei den größeren und ist glattwandig und abgerundet. Ihre größte horizontale Achse läuft ungefähr sagittal, ein wenig nach vorn und innen gerichtet. Ihre größte Höhe liegt ungefähr im Mittelpunkte; von da ab senkt sie sich besonders nach innen und nach außen hin stark ab und bildet die Umrandung der äußeren Gehöröffnung: äußerlich ist kein zylindrischer Gehörgang sichtbar, es sei denn, daß man als solchen betrachten will eine Lippe der Bulla, welche sich vor der Gehöröffnung längs dem Squamosum nach außen erstreckt. Nach oben scheint die Gehöröffnung nur durch die Superficies meatus und einen kleinen Proc. posttympanicus geschlossen zu werden. Sie liegt in der vorderen Hälfte der Bulla, welche sich also namentlich nach hinten ausgedehnt hat.

Fig. 45.



Felis, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus.

An der Bulla sind von außen, jedoch nie deutlich und meistens selbst sehr undeutlich, zwei Teile zu beobachten, voneinander getrennt durch eine schwache Rinne, die vom For. stylomastoideum schräg nach vorn und innen nach dem Orificium tubae läuft; die Gehöröffnung kommt demnach im lateralen, die stärkste Aufblähung der Bulla in dem größten medialen Teil zu liegen. Manchmal sind beide Teile auch dadurch zu unterscheiden, daß die Wand des äußeren dicker und dadurch undurchsichtiger ist. Die genannte Rinne ist wahrscheinlich dasselbe wie die rauhe Linie, welche nach ESCHWEILER (1899[3]) bei *Felis domestica* über die Bulla hinziehen sollte. Vorn sollte sie anfangen bei einem kleinen spitzen Fortsatze, Processus bullae spinosus anterior[4], welcher von der Bulla nach vorn und unten hervorrage. Einen ähnlichen Fortsatz finde ich bei *Felis domestica* nicht, wohl aber bei den größeren *Felis*-Arten und *Cynaelurus jubatus*; er ist zu vergleichen mit dem Proc. styliformis.

Die hintere Hälfte der Bulla wird lateralwärts begrenzt durch das Mastoid. Dieses ist im Besitze eines kurzen Processus, welcher sich jedoch mehr oder weniger gegen die Bulla anlegt und dadurch besonders bei den kleineren Arten wenig frei hervorsteht; dies scheint

in Zusammenhang zu stehen mit der bei den kleineren Arten stärkeren Aufblähung der Bulla.

Die *Machaerodinae* waren gekennzeichnet durch eine besondere Entwicklung des Proc. mastoideus, durch Winge 1895[a]) in der folgenden Weise beschrieben: »Damit die oberen Eckzähne als Dolche gebraucht werden können, muß der ganze Kopf mit großer Kraft bewegt werden; die Halsmuskeln nehmen darum an Stärke zu, bringen die Kämme der Halswirbel und des Hinterhauptbeines zum Wachsen und wirken besonders ein auf den Proc. mastoideus, welcher sich vergrößert, weit nach vorn wächst unter den äußeren Gehörgang und teilweise mit dem Tympanicum verwächst.« Bei *Machaerodus* und *Smilodon* erreicht der Proc. mastoideus auf diese Weise fast den Proc. postglenoideus (s. z. B. Blainville, Ostéogr., »*Felis*« T. XX, »*Felis smilodon*«), wodurch, wenngleich in einer andern Weise als bei den *Ungulaten*, ein Pseudogehörgang entsteht.

Vom Proc. mastoideus getrennt ist der Proc. paroccipitalis, welcher, namentlich in der Breite entwickelt, sich über die hintere Wand der Bulla ausbreitet und sich übrigens analog dem Proc. mastoideus verhält: bei den größeren Arten ist seine Spitze frei, bei den kleineren liegt er bis auf einen kleinen Höcker oder eine Leiste ganz gegen die Bulla an. Auf diese Einzelheiten des Proc. mastoideus und paroccipitalis, welche zusammen mit der Beschaffenheit der Bulla für die Systematik der *Carnivoren* wichtig sind, haben namentlich H. N. Turner (1848) und später Flower (1869[a]) und Mivart (1882[a]) hingewiesen.

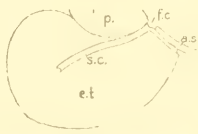
Die innere Wand der Bulla wird hinten durch das For. lacerum post. vom Occipitale getrennt, legt sich aber mehr nach vorn gegen das Basioccipitale an und mit einer kleinen und schmalen bei *Felis leo* und *tigris* mehr entwickelten) nach vorn gerichteten Spitze auch gegen das Basisphenoid. Das For. lacerum ant. ist nur eine äußerst feine Öffnung, lateral von der Basis dieser Spitze.

Lateral hiervon ist der bei den großen Arten unregelmäßig eingeschnittene Vorderrand der Bulla vom Alisphenoid getrennt durch eine Öffnung, das Orificium tubae, durch welche außer der Tuba auch der Muse. tensor veli die Paukenhöhle verläßt. Nach außen davon legt er sich gegen Alisphenoid und Squamosum und läßt nur die Fissura Glaseri offen. Dann endet der Rand der Bulla mit der schon oben beschriebenen Lippe, welche mit dem Squamosum verwächst.

In der inneren Wand der Bulla ist eine Rinne für die Carotis interna, durch das Basioccipitale zu einem Kanale geschlossen (vgl.

Fig. 46 . Im Zusammenhang damit, daß die Carotis int. von *Felis* beim erwachsenen Tier rudimentär ist (bei Embryonen ist sie nach Wińcza. 1896, normal entwickelt), ist auch der Kanal eng; ebenso bei *Cynaelurus*. Sein Eingang liegt gleich vor dem For. lacerum post., bei *Felis tigris* (und andern großen Arten) selbst »deep in the recess of the foramen lacerum posticum. In the smaller members of the genus this groove is more superficial, but always very minute and apparently never converted into an actual foramen except by the contiguous wall of the basioccipital« (Flower, l. c.). Bei den *Machaerodinae* war das For. caroticum posterius weiter vom For. jugulare getrennt (Cope). Von hier aus verläuft die Carotis, wie Tandler (1899) es für *Felis domestica* beschreibt: »in der medialen Bullawand eingebettet, anfangs schief nach aufwärts und vorn, biegt dann sanft lateralwärts um und gelangt hierdurch, noch immer in der Bullawand gelegen, an die ventrale, vordere Seite der Schnecke. Nun biegt das Gefäß aufwärts und kommt unter die Spitze der Schläfenbeinpyramide zu liegen. Von hier an zieht die Arterie schief cranial- und medialwärts von oben her durch die Spitze der Schläfenbeinpyramide gedeckt. Nun betritt die Carotis das Schädelcavum«. Die kleine Öffnung, wodurch dies nach dieser Beschreibung geschieht, ist ein Rest des For. lacerum ant. Bei andern *Felis*-Arten (*F. tigris*, *pardus*, *pardalis*) ist nach Tandler der Verlauf derselbe.

Fig. 46.



Schematische Darstellung der Can. caroticus von *Felis*; Petrosum und Bulla sind von der Medianfläche des Schädels aus gesehen dargestellt. *a.s.* Alisphenoid; *e.t.* Entotympanicum; *f.c.* For. caroticum; *p.* Petrosum; *s.c.* Sulcus caroticus.

Die Höhle der Bulla.

Die Paukenhöhle, von der z. B. Straus-Durckheim (1845) für *F. domestica* eine ausführliche Beschreibung gegeben hat, wird in eine mediale und laterale Abteilung geteilt durch eine vertikale knöcherne Zwischenwand, welche der Rinne, die über die äußere Wand der Bulla läuft, entspricht (s. Fig. 45). Diese Zwischenwand ist schon von Cuvier (Anat. Comp. III, S. 520), Pohl (1818) u. a. erwähnt, aber erst durch Flower (1869[a]) mehr bekannt geworden. Bei *Felis domestica* ist ihre Lage und Gestalt folgendermaßen. Sie fängt vorn in der Paukenhöhle an, medial vom Ost. tympanicum tubae und geht von da aus erst nach hinten, biegt dann nach außen um und erreicht die äußere Wand der Bulla gleich hinter der Gehöröffnung.

Sie läuft mithin ungefähr parallel mit der inneren Wand der Bulla und ist wie diese nach außen ein wenig konkav. Ihr unterer, vorderer und hinterer Rand ist mit der Bullawand vereinigt; der obere Rand liegt mit seinem vorderen Teile gegen die untere Wand des Promontorium, jedoch so, daß zwischen beiden ein gewöhnlich schmaler Spalt offen bleibt; ganz vorn schiebt sich durch diesen Spalt die innere Wand der Bulla nach außen und trennt also Promontorium und Septum voneinander. Ein Teil des Septum schließlich erstreckt sich weiter als das Promontorium nach hinten und springt hier also frei in die Höhle vor. Dadurch bleibt hier eine Öffnung frei, durch welche (auch beim lebenden Tiere) die zwei Teile der Paukenhöhle kommunizieren. Die Fen. cochleae liegt gerade vor dieser Öffnung und öffnet sich demnach in beide Teile der Paukenhöhle. Bei *F. leo*, *tigris*, *catus* u. a. ist nach Hyrtl (1845) die Öffnung ziemlich groß und schaut die Fen. cochleae nur teilweise in die hintere (mediale) Höhle, bei *F. lynx* und *pardus* ist sie kleiner und öffnet sich die Fen. cochleae fast ganz in die hintere Höhle; bei *F. domestica* soll die Fen. rotunda ganz in der vorderen (lateralen) Höhle liegen. Dies letztere ist sicher nicht richtig; es ist hier übrigens nicht wohl möglich, dort wo die zwei Höhlen kommunizieren, eine scharfe Grenze zwischen beiden zu ziehen.

Ferner enthält die äußere Hälfte alle wesentlichen Bestandteile der Paukenhöhle: Trommelfell, Gehörknöchelchen, Fen. vestibuli und Ost. tymp. tubae, und ist demnach als die eigentliche Paukenhöhle zu betrachten. Der Sulcus tympanicus mit dem Margo sulci springt etwas nach innen vor und nach außen davon setzt sich die Bullawand als ein sehr kurzer, äußerer Gehörgang fort, dessen Wände einen spitzen Winkel mit dem Trommelfell bilden und welcher demnach nur aus einem Recessus besteht. Dadurch daß die Wand dieses Gehörganges dick ist (viel dicker als die der Paukenhöhle selber), wird durch ihren Rand der knöcherne Meatus noch ein wenig verlängert. Die Innenwand des lateralen Teils der Paukenhöhle wird gebildet durch die fast vertikale Außenfläche des Promontorium und unter derselben durch das Septum und mehr nach vorn durch das Stückchen der inneren Wand der Bulla, welches sich zwischen Promontorium und Septum schiebt. Die vordere Wand wird gebildet durch die Bulla und nach innen davon durch einen Teil des Alisphenoid, welcher sich oben längs der Tuba in die Paukenhöhle schiebt und das Tegmen tympani erreicht (auch Straus-Durckheim, l. c., I, S. 395 und 113, hat dieses beschrieben). In der Naht zwischen

Tegmen tympani und Alisphenoid bleibt medial ein kleiner Spalt offen, welcher in die Schädelhöhle führt.

Außer durch das Alisphenoid wird das Ost. tymp. tubae durch die Bullawand eingeschlossen; hieran beteiligt sich auch der schon genannte sich zwischen Petrosum und Septum einschiebende Teil der Wand der inneren Kammer. Zusammen bilden diese Knochen eine kurze knöcherne Tuba; die Angabe von Eschweiler (l. c., S. 602), daß sich hieran auch das Petrosum beteiligt, kann ich nicht bestätigen. Da wo die Bullawand lateral vom Alisphenoid das Tegmen tympani erreicht und hiermit die Fissura Glaseri bildet, hat sie einen hakenförmigen Fortsatz, durch Straus-Durckheim als »apophyse rhinoïde«, durch Eschweiler als »processus bullae falciformis« beschrieben. An diesen Fortsatz heften sich die knorpelige Tuba und der Musc. tensor veli (welche somit bis weit in die Paukenhöhle ragen); der Fortsatz ist demnach ein Proc. tubarius zu nennen. Der Rec. epitympanicus ist ziemlich tief, aber hat keine Nebenhöhle.

Die innere Abteilung der Paukenhöhle (»cavité mastoïdienne« Straus-Durckheim), welche als ein Sinus hypotympanicus zu betrachten ist, wird nur durch das Promontorium, die Bulla und die Zwischenwand eingeschlossen. Die Bulla hat nämlich einen stark nach innen umgebogenen Rand, welcher sich gegen das Petrosum anlegt und teilweise die obere Wand der Höhle bildet. Indem zwischen Petrosum und Basioccipitale ein enger Spalt offen bleibt, ist die Bullawand von der Schädelhöhle aus durch diesen Spalt und durch das For. lacerum post. sichtbar. Auch bedeckt die Bulla ventralwärts den Rand des Basioccipitale, mit welchem sie den Canalis caroticus bildet. Der Teil der Bulla, welcher diese innere Abteilung der Paukenhöhle bildet, ist bei *F. domestica* wenig, bei *F. tigris* jedoch viel dünner als derjenige, welcher die eigentliche Paukenhöhle begrenzt. Die Höhle erstreckt sich nicht bis in die Spitze der Bulla, welche längs dem Basisphenoid nach vorn vorragt. Ihre Wand ist glatt, einige schwache, radial vom Promontorium ausstrahlende Leisten (welche Denker, 1899, auch für *F. pardus* erwähnt) ausgenommen. Bei *F. leo* und *lynx* erwähnt Pohl 1818 Knochenleisten, welche in diesem Teile der Paukenhöhle sich von der Wand erheben und mit einem freien Rand in die Höhle vorstehen. Wahrscheinlich sind diese Septen und die Leisten von *F. domestica* homolog, nur in verschiedenem Maße entwickelt. In der Bulla des Löwen sind außerdem Osteophyten stark entwickelt, weniger bei *F. tigris*,

während sie bei *onça*, *pardus*, *lynx* und *caracal* fehlen (Hyrtl). Dieterich erwähnt auch kurz »Zotten und Vorsprünge« bei *F. catus*.

Entwicklung der Bulla.

Die Bulla von *Felis* besteht aus zwei Teilen, Tympanicum und Entotympanicum. Soweit ich sehe, ist Hagenbach 1835) der erste, der dies (bei *F. domestica*) gezeigt hat, aber später ist es wiederholt aufs neue und ausführlicher beschrieben Dieterich, 1841; Straus-Durckheim, 1845; Flower, 1869[a]; Vrolik, 1872; Mivart, 1881, und namentlich Wińcza, 1896).

Nach diesen Untersuchungen, welche großenteils an *F. domestica* verrichtet sind, entsteht das Tympanicum wie immer im Bindegewebe, in der Gestalt eines unvollständigen Ringes. Nach innen davon entsteht erst kurz vor der Geburt ein hyalines Knorpelstückchen, ganz selbständig, nicht im Zusammenhange mit dem Primordialcranium; es liegt anfänglich hinter nuchal) und medial von dem Annulus (Wińcza). Aus Wińczas Abbildungen geht hervor, daß es mit seinem inneren Rande gegen das Petrosum, mit seinem äußeren Rande gegen das Tympanicum anliegt. Bei der Geburt ist es a narrow slip, pointed at each end, lying between the tympanic ring an the basioccipital, applied closely to the surface of the already ossified petrosal, and forming no distinct prominence on the under surface of the skull« (Flower). Nach der Geburt schwillt es bald zu einer hohlen Blase auf und bildet so die Wand des Sinus hypotympanicus, während die von der Paukenhöhle selbst und der äußere Gehörgang durch das Tympanicum gebildet wird, das Septum durch beide Knochen zusammen: »Bei den Katzen-embryonen kurz vor der Geburt ist diese Scheidewand (Septum bullae acust.) noch gar nicht vorhanden, erst bei neugeborenen fangen an der Stelle, wo das Tympanicum und das Metatympanicum sich einander nähern, die Ränder dieser beiden Theile der Bullae acust. an, gegen die zukünftige Paukenhöhle sich einzubiegen und bilden auf diese Weise eine, anfänglich ungemein massive Scheidewand, welche aus zweien, genetisch offenbar vollständig verschiedenen, in diesem Stadium durch eine genug dicke Bindegewebeschichte voneinander geschiedenen Theilen besteht.

»Die durch das Tympanicum gebildete Hälfte ist natürlich knöchern, sie ist durch lange Zeit reich an Hawers'schen Kanälchen und Blutgefäßen; von der inneren Oberfläche d. i. von der Seite des Cavum tympani wird dieselbe von immer zahlreicher sich bildenden Osteoklasten angefressen und verdünnt; ihr dorsaler, der Schnecke

genäherter Rand neigt sich durch weiteres Wachsthum ein wenig gegen die Mitte zu, über den Rand der Metatympanicum-Scheidewand, welche noch einige Tage nach der Geburt reiner Knorpel bleibt, und sich infolge des Anwachsens neuer, im Bindegewebe sich bildender Knorpelkerne in der Richtung des Rückens zu verlängern scheint.

»Der an den Körper des Keilbeines genäherte mittlere Theil der Metatympanicum-Knorpel umhüllt vorne (in ihrem vorderen Theile) die Art. car. cer., schließt sie ein. Bei etwa 10 Tage alten Katzen fangen kleine Blutgefäßzweige an, in den Kuppeltheil der Metatympanica einzudringen und lösen denselben theilweise auf; der aufgelöste Theil wird dann durch spongiöse Knochensubstanz ersetzt.

»Der zum Tympanicum gehörige mittlerweile verdünnte Theil der Scheidewand verwächst mit der knöchernen Hülle der metatympanalen Hälfte; einige Zeit bleiben die Knorpelreste des hinteren jüngeren Theils der Metatympanica innerhalb des bereits verknöcherten Gewebes zurück.

»Vorne sind die beiden schon verknöcherten Theile der Scheidewand von einander durch eine Bindegewebeschichte getrennt, dieselbe verkümmert jedoch bald spurlos« (Wińcza, l. c., S. 330).

Die Verknöcherung des Entotympanicum fängt bei der Hauskatze also sehr spät an; dagegen fand Vrolik darin schon bei einem neugeborenen Löwen einen Knochenpunkt.

Das Entotympanicum der *Felidae* unterscheidet sich von dem der *Xenarthra* nur durch seine starke Aufblähung, wodurch es die große Bulla bildet. Auch die Stelle des Ostium tymp. tubae ist normal, nämlich zwischen Tympanicum und Entotympanicum. Bei jungen Tieren, wo das Tympanicum noch ringförmig ist, ist dieses deutlich zu sehen. Daß es später weniger in das Auge fällt, wird verursacht durch die nach innen gerichtete Verbreiterung des Tympanicum, wodurch dieses mit dem Alisphenoid den größten Teil der Tubaöffnung umgibt, indessen wird deren innere Begrenzung immer noch durch das Entotympanicum gebildet und zwar durch den Teil, welcher, wie oben beschrieben, sich zwischen Septum und Petrosum nach außen schiebt.

Das Entotympanicum scheint, wie Winge (1895, S. 53 mitteilt, schon bei den ältesten *Felidae* verknöchert gewesen zu sein. Dagegen ist es, wenn man mit Winge *Palaeoprionodon* als einen *Feliden* betrachtet, anfänglich frei vom Tympanicum gewesen, wie es jetzt noch bei *Viverridae* manchmal der Fall ist und nach Winges Angabe auch der Zustand von *Palaeoprionodon* war.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei jungen Katzen sieht man den Reichertschen Knorpel hinten in die Paukenhöhle eindringen durch eine Öffnung, welche zwischen Tympanicum und Entotympanicum liegt und nach außen durch das Mastoid eingeschlossen ist. Das craniale Ende des genannten Knorpels liegt der Regel gemäß innerhalb der Paukenhöhle und ist an der gewöhnlichen Stelle mit der Gehörkapsel verwachsen. Der Facialis, aus der Apertura tympanica zutage getreten, läuft in einer offenen Rinne und verläßt die Paukenhöhle medial vom Reichertschen Knorpel. Das For. stylomastoideum wird demnach gebildet durch das knorpelige Entotympanicum, das Mastoid und das Hyoid.

Bei der erwachsenen Katze ist der zweite Teil des Facialiskanals noch rinnenförmig (bei *F. pardus* soll er nach Denker ganz geschlossen sein). Mastoid, Tympanicum und Entotympanicum haben durch ihr Wachstum eine kurze dritte Abteilung des Can. Fallopii gebildet; das For. stylomastoideum liegt zwischen diesen Knochen und dem Tympanohyale, welches aus der Verknöcherung des proximalen Endes des Reichertschen Knorpels entstanden ist. Dieses Tympanohyale liegt in einem kleinen Grübchen in der Seitenwand der Bulla und ist hiermit gewöhnlich verwachsen und dadurch undeutlich. Seine Spitze ist sichtbar unmittelbar nach innen vom For. stylomastoideum. Manchmal ist die Grube ringsum geschlossen und das Tympanohyale demnach vom For. stylomastoideum getrennt.

Viverridae.

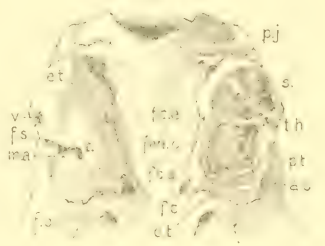
Bulla ossea.

Flower (1869[3]) nennt als Unterschiede zwischen der Bulla der *Viverridae* und der der *Felidae*, daß sie bei den ersteren mehr verlängert ist in der Richtung von vorn nach hinten und daß die Trennung in zwei Teile äußerlich besser sichtbar ist; dabei ist die mediale Abteilung mehr nach hinten von der lateralen gelagert als es bei den *Felidae* der Fall ist. Im allgemeinen treffen diese Unterschiede zu, aber es gibt Ausnahmen: so ist bei *Arctictis binturong* Raffl. und *Cryptoprocta ferox* Benn. die Grenze zwischen den beiden Abteilungen nicht deutlicher als bei vielen *Felis*-Arten. Auch der durch Mivart (1882[3]) gegebene Unterschied, daß nämlich bei den *Felidae* die Bulla »more prominent towards its inner than towards its hinder border« sei, und bei den *Viverridae* nicht, ist nicht konstant. Doch kann man, wenn man alle diese Unterschiede berücksichtigt, die Bulla der

Viverridae in der Regel wohl von derjenigen der *Felidae* unterscheiden.

Alle *Herpestinae* (*Eupleres* nicht mitgerechnet) kennzeichnen sich dadurch, daß die mediale Abteilung klein ist und ganz hinter der lateralen liegt (Fig. 47), so daß die Rinne zwischen beiden transversal verläuft (Flower, Mivart). Außerdem ist die vordere Abteilung fast ebenso hoch wie die hintere und senkt sich die Bulla demnach nicht allmählich nach vorn, wie es bei den *Cryptoproctinae* und in der Regel bei den *Viverrinae* der Fall ist, sondern besteht aus zwei gleich stark aufgeschwollenen Teilen hintereinander; *Rhynchogale* unterscheidet sich dadurch, daß die vordere Kammer viel kleiner ist als die hintere (Mivart, l. c., S. 180) und scheint sich dadurch etwas mehr den *Viverrinae* zu nähern. Das deutlichste Kennzeichen der *Herpestinae* jedoch ist eine trichterförmige Verlängerung des äußeren Gehörganges. Nach Flower sollte sich nur *Suricata tetradactyla* Schreb. hierdurch unterscheiden; der Gehörgang ist jedoch bei allen *Herpestinae* mehr oder weniger deutlich entwickelt. Zwar ist er bei andern nie so lang wie es bei *Suricata tetradactyla* im Zusammenhange mit der größeren Breite des Schädels und der Superficies meatus der Fall ist, aber doch deutlich verschieden von den *Viverrinae*, wo er mit dem der *Felidae* übereinstimmt. Da der Gehörgang für einen großen Teil aus einem Recessus besteht, ist die äußere Gehöröffnung der *Herpestinae* relativ enger als die der übrigen *Viverridae*. Er zeigt ferner die Eigentümlichkeit, daß seine untere Wand entweder einen Längsspalt besitzt (*Suricata*; *Herpestes urva* nach Flower und Mivart) oder, indem die Ränder, welche den distalen Teil des Spaltes begrenzen, miteinander verschmelzen, nur eine Öffnung (die übrigen *Herpestes*-Arten und *Rhynchogale* nach Mivart; *Cynictis* nach Blainville, Ostéogr., Viverra Taf. V; *Crossarchus obscurus*). Da ich jedoch bei einem erwachsenen Schädel von *Herpestes ichneumon* L. noch einen durchgehenden Spalt finde wie bei *Suricata* (s. Fig. 47),

Fig. 47.



Herpestes ichneumon L., Ventralansicht, vergr. 1½. Rechts ist die Bulla geöffnet. *a.s.* Alisphenoid (in der Paukenhöhle sichtbar); *e.t.* Entotympanicum; *f.c.* For. caroticum; *f.c.a.*, *f.c.e.* For. carot. ant. und post.; *fen.c.* Fenestra cochleae (in der Öffnung, welche die beiden Abteilungen der Paukenhöhle vereinigt); *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.a.* Meatus acust. ext.; *o.t.* Orificium tubae; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.t.* Proc. tubarius; *s.* Septum der Paukenhöhle; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale; *v.* Vagina für dasselbe.

scheint die Verschmelzung der Ränder hier erst spät zu geschehen und da auch bei *Suricata* der Spalt ziemlich vollständig zuwachsen kann, ist hierin nur ein gradueller Unterschied gelegen. Nur bei *Galidia*, *Galidictis* und *Hemigalidia* fehlen sowohl Spalt als Foramen und hat der Gehörgang nur ein Grübchen an der Stelle der Öffnung (Mivart). Der Gehörgang, welcher sich wie gewöhnlich zwischen dem Proc. postglenoideus und dem kleinen Proc. posttympanicus einschiebt, ist mit dem Squamosum verwachsen und wahrscheinlich ringsum durch das Tympanicum verschlossen.

Wichtigere Unterschiede als die der *Herpestinae* zeigen die *Viverrinae* untereinander. In dem durch das Tympanicum gebildeten lateralen Teil der Bulla stimmen sie jedoch miteinander fast vollkommen überein; das Tympanicum ist weiter nichts als ein breiter, mit dem Squamosum verwachsener halber Ring und bildet, wie bei den *Felidae*, nur einen kurzen äußeren Gehörgang, oben durch die Superficies meatus und einen kurzen Proc. posttympanicus geschlossen. Bei *Arctictis* hat es außerdem die lippenförmige Verbreiterung der vorderen Wand, welche auch bei den *Felidae* gefunden wird. Von größerer Wichtigkeit sind die Unterschiede des medialen, durch das Entotympanicum gebildeten Teiles. Unter den recenten *Viverrinae* steht hierin *Nandinia binotata* Reinw. ganz für sich, indem dieser Teil der Bulla ganz knorpelig bleibt (Flower, 1869[a]); ich finde jedoch bei einem jungen Schädel ein kleines, aber deutliches, längliches und schmales Knochenstückchen in demselben liegen, und zwar im vorderen Teil des Knorpels, nach innen vom Tympanicum und gleich hinter dem For. lacerum ant. (da ich es aber nur an einem trockenen Schädel beobachtet habe, bei dem der Knorpel der Bulla eingeschrumpft war, ist es möglich, daß das Knöchelchen etwas aus seiner natürlichen Lage verschoben war). Der Knorpel ist hyalin. Er bildet nur eine kleine Blase, die wenig mehr als das Tympanicum hervorragt, aber schon von den *Herpestinae* dadurch abweicht, daß ihre Wand sich nach innen von letztgenanntem nach vorn ausdehnt. Unter den ausgestorbenen Genera stimmt *Amphictis* im Bau der Paukenhöhle, von welcher »ein großer Teil der äußeren Wand häutig gewesen zu sein scheint«, fast ganz mit *Nandinia* überein (Winge, 1895[a]).

Bei allen übrigen Genera ist das Entotympanicum knöchern und viel mehr aufgeschwollen als das Tympanicum. Bei *Paradoxurus* »the inner or posterior chamber presents, in some species at least, the peculiarity of being permanently distinct and moveable, not only

from the other cranial bones, but also from the tympanic portion of the bulla« (Flower, l. c.). *Cynogale* stimmt hierin mit *Paradoxurus* überein l. c.; diese Genera bleiben demnach auf einer ontogenetisch tieferen Stufe stehen, wiewohl sie schon etwas weiter gefördert sind als *Nandinia*. Bei allen übrigen *Viverrinae* verwachsen beide Teile zu einem Stücke, aber so, daß die Grenze äußerlich noch mehr oder weniger deutlich durch eine Rinne sichtbar ist (Mivart, 1882). Sehr undeutlich ist dies bei *Arctictis binturong*, welche sich auch darin den *Felidae* nähert, daß die mediale Abteilung sich nach innen von der lateralen weit nach vorn ausdehnt. Bei *Viverra* und *Paradoxurus* ist dies in geringerem Maße der Fall, wiewohl mehr als bei den *Herpestinae*. Vom höchsten Punkte der Bulla, der ungefähr im Mittelpunkte des entotympanalen Teils oder etwas mehr vorn liegt, senkt sie sich gewöhnlich weniger stark als es bei den *Felidae* der Fall ist, nach hinten ab nach dem Rande, mit welchem sie an den Proc. paroccipitalis grenzt; nach vorn wird sie allmählich niedriger, weil das Tympanicum nicht aufgeschwollen ist wie bei den *Herpestinae*; nur bei *Genetta* ist dies einigermaßen der Fall und ist dadurch, und anderseits wegen der geringen Größe des Entotympanicum, der Unterschied zwischen beiden Teilen der Bulla geringer als bei den übrigen Genera. Übrigens sind nur kleine Formunterschiede vorhanden, welche durch Mivart mit zur Unterscheidung der Genera gebraucht werden.

Eupleres sollte nach Mivart (l. c., S. 190) eine Bulla haben, die in der Form die Mitte hält zwischen der der *Herpestinae* und der der *Viverrinae*. Es ist mir jedoch nicht möglich einen Unterschied von einiger Bedeutung zu entdecken zwischen *Eupleres* und den *Viverrinae*; in allen Punkten, in welchen die *Herpestinae* von den *Viverrinae* abweichen, stimmt *Eupleres* mit den letzteren überein: die Wand der hinteren Kammer ist viel mehr aufgeschwollen als die der vorderen und liegt mit ihrem vorderen Teile nach innen von dieser letzteren; der äußere Gehörgang ist kurz und ganz wie bei den *Viverrinae* gebildet, also, wie auch Mivart selbst sagt, ohne Spalt, Öffnung oder Grube. Diese Eigenschaften sprechen meines Erachtens stark für die Verwandtschaft von *Eupleres* mit der *Viverrinen*-Abteilung der *Viverridae*.

Die Bulla von *Cryptoprocta ferox* ist, wiewohl deutlich vom *Viverriden*-Typus, wie Mivart bemerkt: »neither distinctly Herpestine nor Viverrine.« Doch hat sie mehr Ähnlichkeit mit den *Viverrinae*. Die größte Höhe liegt weit nach hinten; darin stimmt sie

mit den *Herpestinae* überein. Die beiden Teile liegen jedoch nicht ganz hintereinander, wie Flower angibt, sondern der hintere Teil hat tatsächlich eine nach vorn gerichtete Verlängerung nach innen vom tympanalen; beide sind jedoch undeutlich getrennt. Die Bulla senkt sich nach vorn allmählich und nur ein kurzer äußerer Gehörgang ist da, welcher jedoch ringsum geschlossen zu sein scheint.

Über die Umgebung der Bulla ist folgendes zu bemerken. Das Mastoid legt sich an die äußere Wand der Bulla und ist bei den *Herpestinae* und *Cryptoprocta* mit ihr verwachsen; es ragt nicht oder nur wenig (dies letztere nach Mivart bei *Herpestinae*, *Arctictis*, *Cynogale*, *Cryptoprocta*) frei hervor; nur bei *Nandinia* bildet es infolge der Kleinheit der Bulla einen deutlichen freien Rand. Über die hintere Wand der Bulla ist der Proc. paroccipitalis ausgebreitet, und zwar durch die große Aufblähung des hinteren Endes der Bulla öfters so, daß keine freie Spitze hervorragt. Winge unterscheidet nach diesem Merkmale selbst die *Felidae* (zusammen mit seinen *Amphictidae*, zu denen z. B. *Amphictis* und *Nandinia* gehören, und den *Palaeonictidae*) von den *Viverridae* und *Hyaenidae*. Bei diesen letzten Familien sollte der Proc. jugularis vollständig blattförmig über die Bulla ausgebreitet sein, bei den ersten nicht oder fast nicht. Der Unterschied ist jedoch nicht so konstant wie Winge meint, da bei allen recenten *Viverrinen* außer *Viverra malaccensis*, *Linsanga* und *Poiana* der Proc. paroccipitalis tatsächlich mehr oder weniger unter der Bulla hervorragt (Mivart).

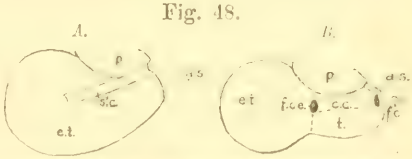
Die innere Wand der Bulla wird hinten durch das For. lacerum post., ferner durch das Basioccipitale begrenzt. Bei den *Viverrinae* und *Cryptoprocta* wird diese Wand ganz oder fast ganz durch den entotympanalen Teil der Bulla gebildet, bei den *Herpestinae* dagegen beteiligt sich, infolge der geringeren Ausdehnung dieses Teils nach vorn, daran auch das Tympanicum. Die nach vorn gerichtete Spitze der Bulla längs dem Basisphenoid fehlt (nur bei *Cryptoprocta* ist sie vorhanden, aber klein) und das For. lacerum ant. ist deutlich, auch bei dem übrigens in mancherlei Hinsicht mit *Felis* übereinstimmenden *Arctictis*, aber hier durch die Bulla überdeckt. Bei den *Herpestinae* (*Herpestes*, *Suricata*) und *Cryptoprocta* wird es ringsum durch das Sphenoid eingeschlossen (auch Mivart, l. c., S. 183, erwähnt es bei *Suricata* »almost, if not quite, surrounded by the sphenoid« und sagt, 1882[b], S. 468, daß es bei den *Herpestinae* und *Galidictinae* »notches the sphenoid very deeply, so much as to seem sometimes even to perforate it«).

Nach außen vom For. lacerum ant. liegt zwischen Tympanicum

und Alisphenoid das Orificium tubae, während noch weiter nach außen die vordere Wand der Bulla dem Squamosum anliegt, und entweder damit verwächst oder nicht (letzteres bei *Paradoxurus* und *Arctictis*); an dieser Stelle findet man auch die Fissura Glaseri.

Der Canalis caroticus unterscheidet sich, wie Flower bemerkt, von dem der *Felidae* durch größere Weite und durch einen mehr nach vorn liegenden Eingang. Letzteres ist nicht so sehr die Folge einer Verlagerung des For. caroticum, als vielmehr die der größeren Ausdehnung der Bulla nach hinten. Bei den *Viverrinae* (Fig. 48 *A*) liegt diese Öffnung zwischen Entotympanicum und Basioccipitale und der Kanal verläuft zwischen diesen beiden Knochen (und nicht zwischen Bulla und Basisphenoid, wie Mivart, 1882[a], angibt) in einer Rinne des ersteren nach vorn, um mit einer durch die Bulla bedeckten Öffnung beim For. lacerum ant. aufzuhören, durch welches die Carotis nun ihren Weg fortsetzen kann. Der Zustand ist hier demnach wesentlich wie bei *Felis*. Manchmal ist der Kanal unvollständig und besteht nur aus einer Rinne in der Bulla, nicht durch das Basioccipitale geschlossen (*Viverra civetta* nach Flower, manchmal bei *Paradoxurus*; dasselbe finde ich auch bei *Eupleres*, welcher also auch hierin nicht, wie Mivart angibt, mit den *Herpestinae* übereinstimmt[1]). Bei *Nandinia* scheint selbst die Rinne zu fehlen.

Fig. 48.



Schemata für den Can. caroticus der *Viverridae*. *A. Viverrinae*. *B. Herpestinae*. Erklärung wie Fig. 46. *a.s.* Alisphenoid; *c.c.* Can. caroticus; *e.t.* Entotympanicum; *f.c.* For. caroticum; *f.c.e.* For. carot. post.; *p.* Petrosum; *s.c.* Sulcus caroticus; *t.* Tympanicum.

Bei den *Herpestinae* (*Herpestes*, *Crossarchus*, *Suricata*) ist es ein wenig anders, wieder im Zusammenhange mit den sonstigen Unterschieden Fig. 47, 48 *B*: das For. caroticum post. liegt gerade auf der Grenze der beiden Teile der Bulla, also in der sie trennenden Rinne; an der Bildung des Kanals beteiligt sich demnach das Entotympanicum nicht mehr, sondern nur das Tympanicum, und dieses umgibt die Carotis vollständig (wie auch Turner, 1848, angibt,

[1] Carlsson (1902) scheint bei *Eupleres* einen geschlossenen Can. caroticus beobachtet zu haben; wie es möglich sein sollte, daß der Nervus glossopharyngeus nicht durch das For. lacerum post., sondern durch die aborale Öffnung des Can. caroticus die Schädelhöhle verläßt (l. c., S. 220), ist mir ein Rätsel: diese Öffnung kommuniziert mit der Schädelhöhle nicht anders als nur indirekt durch den Can. caroticus und das For. lacerum ant.

so daß auch das Basioccipitale ausgeschlossen wird. Der Kanal verläuft gerade nach vorn und endet mit einer unbedeckten Öffnung (For. caroticum ant.) etwas hinter dem eigentlichen For. caroticum.

Auch bei *Cryptoprocta* ist der Kanal geschlossen und die vordere Öffnung nur etwas bedeckt; hier wird er jedoch durch das Entotympanicum gebildet.

Die Höhle der Bulla.

Der äußeren Einteilung der Bulla entspricht eine innere, entstanden durch ein Knochenseptum. Schon Cuvier (Anat. comp. III, S. 519) und Hagenbach (1835, S. 11) geben dieses Septum für *Viverra* an. Wie schon von außen zu sehen ist, liegen beide Kammern in der Regel großenteils hintereinander, besonders bei den *Herpestinae*, bei welchen das Septum denn auch vollkommen transversal verläuft; selbst liegt bei *Herpestes* das laterale Ende etwas mehr nach vorn als das mediale, so daß die vordere Spitze der hinteren Kammer gerade lateral vom hinteren Teile der vorderen Hälfte zu liegen kommt (Fig. 47). Man kann aber unmöglich die Lage der beiden Abteilungen beschreiben, indem man, wie es Mivart (1882[b]) tut, sagt, daß die eine nach außen von der andern liegt. Im Gegensatz hierzu sollten dann bei den *Viverrinae* beide Kammern hintereinander gelagert sein, aber auch das ist unrichtig: hier und auch bei *Cryptoprocta* (in Abweichung von Flowers Angabe, s. S. 512) liegt nämlich die vordere Spitze der medialen Abteilung nach innen von der tympanalen und bei *Arctictis* ist dies selbst in nicht geringerem Maße als bei den *Felidae* der Fall, und wird die vordere Kammer teilweise durch die hintere bedeckt.

Übrigens verhält sich das Septum in der Hauptsache wie bei *Felis*. Wenn Tympanicum und Entotympanicum nicht verwachsen (*Paradoxurus*), hat es einen doppelten Ursprung. Nur *Nandinia* weicht auch hier wieder von allen andern *Viverridae* ab, und zwar durch den vollkommenen Mangel eines Septum: die Ränder des Tympanicum und der knorpeligen Bulla biegen sich nicht nach innen um; ich habe jedoch nur ziemlich junge Schädel untersuchen können, so daß die Möglichkeit besteht, daß später das Septum noch gebildet wird. Bei *Cryptoprocta* und den *Viverrinae* ist die Öffnung zwischen beiden Kammern sehr klein, bei den *Herpestinae* nach Flower größer (was ich für *Herpestes ichneumon* bestätigen kann), am größten bei *Suricata* (nach Mivart, 1882[a]). Bei *Viverra civetta* setzt sie sich wie bei den *Felidae* fort in einen schmalen Spalt zwischen dem Septum und dem Pro-

montorium, der beim lebenden Tier wahrscheinlich geschlossen ist (Flower), in andern Fällen (z. B. bei *Arctictis binturong*) bleibt von diesem Spalte nur der vordere (bzw. innere) Teil offen, so daß (im trockenen Schädel) zwei voneinander getrennte Öffnungen zwischen den beiden Kammern gefunden werden. Dasselbe meint wahrscheinlich Hyrtl (1845) mit seiner »zweiten Öffnung unter dem Promontorium« bei *Paradoxurus typus* und *leucomystax*. Bei *Cryptoprocta* und *Herpestes* ist der Spalt ganz verschlossen.

Die Fen. cochleae schaut manchmal teilweise in die hintere Höhle, teilweise in die vordere (*Arctictis*, *Herpestes ichneumon*), aber bei *Cryptoprocta* und bei den meisten *Viverrinae* (*Viverra*, *Paradoxurus*, nach Hyrtl auch bei *Eupleres*) liegt sie ausschließlich in der hinteren Kammer.

Die laterale, bzw. vordere Kammer enthält als eigentliche Paukenhöhle: Gehörknöchelchen, Fen. vestibuli, Trommelfell und Ostium tymp. tubae. Der äußere Gehörgang verhält sich bei *Cryptoprocta* und den *Viverrinae* ganz wie bei *Felis*, und auch der längere Gehörgang von *Herpestes ichneumon* besteht in der Hauptsache aus einem Recessus, wo nur bei *Suricata* ein längerer röhrenförmiger Teil hinzukommt. Innere und hintere Wand der lateralen Höhle werden gebildet durch Promontorium und Tympanicum und wahrscheinlich bei allen *Viverrinae* (nicht bei *Herpestes*) beteiligt sich daran wie bei *Felis* auch ein kleines Stückchen des Entotympanicum, das sich zwischen Tympanicum und Promontorium nach außen schiebt; daß dieses Stückchen wirklich zum Entotympanicum gehört, wird bewiesen durch *Paradoxurus*, wo Tympanicum und Entotympanicum nicht verwachsen sind. Die Kommunikation mit der Nebenhöhle liegt in der hinteren äußeren Ecke. Das Alisphenoid begrenzt das Ostium tymp. tubae cranialwärts und ist dabei auch in der Paukenhöhle sichtbar. Die kurze knöcherne Tuba wird ferner gebildet durch das Tympanicum, während das Ostium tympanicum bei den *Viverrinae* medialwärts auch begrenzt wird durch den obengenannten Teil des Entotympanicum, welcher in die äußere Kammer hervorragt. Bei *Herpestes ichneumon* wird die Paukenhöhle vergrößert durch eine kleine Konkavität in der durch das Tympanicum gebildeten vorderen Wand. Ein Proc. tubarius von derselben Form und Lage wie bei *Felis* ist vorhanden. Es gibt keine epitympanale Nebenhöhle.

Die mediale Kammer verhält sich der Hauptsache nach wie bei *Felis*. Wie hier hat ihre Wand, insoweit das Entotympanicum sie bildet, nur eine kleine Öffnung, welche teilweise geschlossen wird

durch das Promontorium und ferner in die vordere Kammer führt. Diese Öffnung liegt jedoch, infolge der größeren Ausbreitung der Höhle nach hinten zu, mehr nach vorn als bei *Felis*, bei den *Herpestinae* selbst ganz vorn. Die Wände sind gewöhnlich dünner als die der vorderen Kammer. Bei *Arctictis* (bei dem die Höhle nach hinten und oben sehr tief ausgebuchtet ist und *Cryptoprocta* finde ich die Wand glatt, abgesehen von ein paar Leisten der dorsalen Wand; eine von diesen wird gebildet durch die nach innen einspringende Carotisrinne und trennt einen kleinen vorderen und untieferen Teil von der großen Höhle ab; auch die andern Leisten sind meistens alle Falten der Wand. Dagegen hat *Herpestes ichneumon* ein paar echte, nicht hohle, radiär verlaufende Septen, von welchen namentlich eines, auf der ventralen Wand, stark entwickelt ist (Fig. 17). Osteophyten finde ich nicht.

Entwicklung der Bulla.

Über die Entwicklung der Bulla der *Viverridae* sind mir keine Angaben bekannt. Nach der vorhergehenden Beschreibung ist es jedoch zu erwarten, daß sie nicht von der der *Felidae* abweicht.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei den *Viverrinae* verläuft der Facialis, aus der Apertura tympanica herausgetreten, in einer offenen Rinne längs dem Tegmen tympani, bei *Herpestes* ist der Kanal geschlossen. Bei allen hat das For. stylomastoideum dieselbe Lage wie bei den *Felidae*, also zwischen Tympanicum, Entotympanicum, Mastoid und Tympanohyale (Fig. 47). Bei *Suricata* liegt es infolge der Entwicklung des Gehörganges nicht hinter der Gehöröffnung, sondern etwas nach innen.

Das Tympanohyale ist gewöhnlich deutlich aber kurz und verwächst meistens nicht mit der Bulla. Es liegt außer bei *Nandinia* in einem deutlichen Grübchen des Entotympanicum, welches selbst ganz (*Herpestes griseus* Geoff.) oder fast ganz (*Arctictis* vom For. stylomastoideum abgeschlossen sein kann.

Hyaenidae[1].

Bulla ossea.

Die Bulla ist durch Flower (1869[a]) ausführlich beschrieben. Äußerlich ist keine Einteilung in zwei Teile zu beobachten. Ferner

[1] Einschl. *Proteles*.

stimmt die von *Proteles* in Form mit den *Viverridae* überein; sie ist groß und länglich und hat die größte Höhe in ihrer hinteren Hälfte. Bei *Hyaena* zeigt sie zwar denselben Typus, aber ist kürzer, namentlich hinter der Gehöröffnung weniger verlängert und in Form mehr mit den *Felidae* übereinstimmend. Beide Genera sind im Besitze eines ziemlich langen äußeren Gehörganges und stimmen dadurch mithin am meisten mit der herpestinen Abteilung der *Viverridae* überein. Der Gehörgang unterscheidet sich aber von diesen dadurch, daß seine vordere Wand am meisten verlängert ist und wie eine Lippe vorragt (Flower); außerdem hat seine Wand keinen Spalt oder Durchbohrung. Bei *Hyaena* wird die obere hintere Wand durch Squamosum und Proc. posttympanicus gebildet.

Was den Proc. paroccipitalis anbelangt, zeigen auch die *Hyaenidae* die charakteristische Eigenschaft der *Herpestoidea*, daß er sich über die Bulla ausbreitet. Ferner stimmt *Proteles* in den Eigenschaften von Mastoid und Proc. paroccipitalis mehr mit den *Viverridae* überein, *Hyaena* mit den größeren *Felis*-Arten: bei dem ersteren sind beide demnach ganz gegen die Bulla abgeplattet, bei *Hyaena* haben sie, namentlich der Proc. paroccipitalis, eine frei hervorragende Spitze. Auf alle diese Eigentümlichkeiten hat auch Flower hingewiesen. Die Unterschiede sind zweifelsohne die Folge der bei *Proteles* größeren, bei *Hyaena* geringeren Ausdehnung der Bulla nach hinten.

Ferner läßt sich über die Umgebung der Bulla nicht viel Besonderes erwähnen. Das For. lacerum post. bildet bei *Hyaena* eine tiefe Grube in der Bulla. Der Innenrand dieser letzteren ist nach vorn wie bei den *Felidae* durch eine schmale Spitze verlängert und das For. lacerum ant. ist überdeckt, ausgenommen eine kleine Öffnung, lateral von der genannten Spitze. Die vordere Wand der Bulla ist unregelmäßig eingeschnitten und schließt mit dem Alisphenoid und dem Squamosum die Tubaöffnung und die Fissura Glaseri ein. Nach außen ist sie wie gewöhnlich mit dem Squamosum verwachsen.

Das For. caroticum post. liegt in der inneren Wand der Bulla, bei *Proteles*, wo es sehr klein ist, ungefähr in deren Mitte; bei *Hyaena* ist es etwas größer und liegt mehr nach hinten. Die schwache Carotis int. hat bei *Hyaena striata* denselben Verlauf wie bei den *Felidae* (Tandler, 1899).

Die Höhle der Bulla.

Flower (1869[2]) teilt mit, daß bei *Proteles* die Paukenhöhle durch ein Septum in zwei Kammern geteilt ist, wovon die eine, die eigent-

liche Paukenhöhle, ganz vor der andern liegt. Das For. caroticum liegt auf der Grenze von beiden Teilen und der Can. caroticus wird demnach nur durch die Wand der tympanalen Kammer begrenzt. Dasselbe gilt für die Tuba. In dieser Hinsicht nähert sich *Proteles* entschieden am meisten den *Herpestinae* (wie auch Flower bemerkt), womit die *Hyaenidae* auch durch den Besitz eines äußeren Gehörganges übereinstimmen. Jedoch ist bei *Proteles* die hintere Kammer viel größer als die vordere: die höchste Spitze der Bulla gehört ganz zum hinteren Teil. Giebel und Leche (1874/1900) geben an, daß dieser Teil durch Knochenwände gekammert sei, während Hyrtl (1845) nur einen »Knochenspieß« darin beschreibt, der von der hinteren Wand quer durch die Paukenhöhle gehe.

Winge (1881, S. 16) hat gezeigt, daß auch bei *Hyaena* die Teilung der Paukenhöhle angetroffen wird. Die hintere (durch das Entotympanicum gebildete) Kammer ist jedoch sehr klein geworden, namentlich bei *H. striata* und *brunnea*, wo sie nur eine kleine Ecke zwischen Proc. jugularis und Pars mastoidea einnimmt (Winge, 1895[a], S. 94). Flower hat sie übersehen und beschreibt die Paukenhöhle von *Hyaena* als einfach; Mivart (1882[a]) schreibt: »though there is no septum, yet I have detected in both species of Hyaena inside the auditory bulla, two osseous ridges or laminae, which if further developed would divide off a small anterior chamber from the much larger and externally more prominent posterior portion«, und er meint, daß die schon bei *Herpestinae* anhebende Vergrößerung der Kommunikationsöffnung bei *Hyaena* noch zugenommen hat. Aus seiner Beschreibung folgt jedoch, wie auch Winge bemerkt, daß er nicht das eigentliche Septum gesehen hat[1]; dieses ist nämlich sehr vollständig und außerdem teilt es die Paukenhöhle in eine vordere große und eine hintere kleine Abteilung.

Bei *H. crocuta* Erxleb. ist der Zustand folgendermaßen. Das Septum liegt transversal, also wie bei *Proteles* und den *Herpestinae*, aber dabei nicht vertikal sondern geneigt und zwar so, daß sein unterer Rand mehr caudal liegt. Der innere Rand liegt ungefähr dem For. caroticum post. gegenüber, der äußere Rand dem For. stylomastoideum. Die Kommunikationsöffnung liegt der Regel gemäß zwischen Promontorium und Septum, aber mehr medial als lateral

[1] Wahrscheinlich gilt dasselbe für Cuvier, der zugleich mit *Viverra* und *Felis* auch *Hyaena* erwähnt als im Besitze eines Septum (Anat. comp. III., S. 519 ff.), aber, wie Mivart, die hintere Kammer die größte nennt.

in der Paukenhöhle als eine Folge davon, daß beide Kammern stark nach außen hin ausgebuchtet sind. Durch diese Ausbuchtung und durch die Neigung des Septum, infolgedessen bei weitem der größte Teil der Bulla, namentlich ihre höchste Spitze, durch die Wand der vorderen Kammer gebildet wird, ist besonders diese Abteilung der Paukenhöhle stark vergrößert und breitet sich unter der Wand des Gehörganges nach außen hin aus. Diese ist demnach viel länger als äußerlich scheint und ihr Recessus und Sulcus tympanicus ragen weit in die Paukenhöhle hervor. Die Fen. cochleae schaut in die hintere Kammer.

Die vordere Kammer enthält mit Ausnahme der Fen. cochleae alle wesentlichen Teile der Paukenhöhle und unterscheidet sich außer durch ihre Größe fast nicht von der der *Felidae*. Das Alisphenoid setzt sich ziemlich weit in sie fort. Die knöcherne Tuba, gebildet durch Tympanicum und Alisphenoid, ist ziemlich lang und durch einen vertikalen Kamm des ersteren unvollständig getrennt in zwei Röhren, von welchen wahrscheinlich die am meisten nach außen gelegene für den Muse. tensor veli bestimmt ist. Der Proc. tubarius ist wenig oder nicht entwickelt. Die Wand ist glatt (Mivart, 1882[a], beschreibt aber ein Paar Knochenleisten, welche in dieser Abteilung liegen müssen) im Gegensatz zu der der kleineren hinteren Abteilung, wo sie mit einer Anzahl unregelmäßiger Knochenkämme versehen ist. Diese Kammer ist durch die Neigung des Septum ganz beschränkt auf die obere hintere Ecke der Bulla; ihre Wand ist dadurch äußerlich so gut wie ganz unsichtbar, da sie fast vollkommen durch den Proc. paroccipitalis und das Mastoid bedeckt wird.

Entwicklung der Bulla.

Die Entstehung der Paukenhöhle der *Hyaenidae* aus zwei voneinander getrennten Teilen ist zwar nicht direkt beobachtet worden, ist aber natürlich sehr wahrscheinlich.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

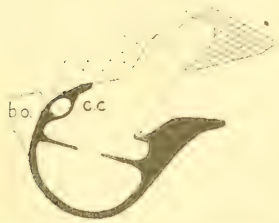
Tympanohyale und For. stylomastoideum haben die normale Lage hinter der äußeren Gehöröffnung zwischen Bulla und Mastoid. Bei *Hyaena* ist das erstere besonders deutlich und lang; es liegt in einer schwachen Grube in der Seitenwand der Bulla, hinter oder nach innen von dem For. stylomastoideum.

Canidae.

Bulla ossea.

Die Bulla (Fig. 49) hat in der Form zwar Übereinstimmung mit der der *Felidae*, unterscheidet sich aber sofort dadurch, daß sie sich wenig nach hinten ausbreitet und die Gehöröffnung demnach nicht im vorderen Teil, sondern ungefähr in der Mitte der Seitenwand der Bulla liegt. Sie ist mehr oder weniger aufgeschwollen, enorm bei *Canis zerda* Zimm. und (nach Angabe von Flower and Lydekker, 1891) sehr stark auch bei *Otocyon*, wiewohl hier, nach den Abbildungen zu urteilen (z. B. in Blainvilles Ostéographie und Huxley, 1880, Fig. 12) viel weniger als bei *C. zerda*. Es scheint demnach, wie Flower (1869[a]) bemerkt, ein Zusammenhang zu bestehen zwischen der Größe der Ohren und der der Bulla.

Fig. 49.



Canis jubatus Desm.. Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus.

Meistens ist die Bulla wenig länger als breit, nur bei *Canis vulpes* L. und *lagopus* L. finde ich sie sehr länglich. Ihre größte Höhe liegt ungefähr in der Mitte oder etwas mehr nach innen. Sie endet nach außen mit einem kurzen äußeren Gehörgang (Fig. 49), welcher oft in seinem vorderen unteren Teil eingeschnitten ist, analog, aber nicht so deutlich wie bei den *Herpestinae*. Die Gehöröffnung ist bei *Canis zerda* außergewöhnlich groß. Ob sie ringsum durch das Tympanicum eingeschlossen wird, ist wegen der frühzeitigen Verwachsung dieses Knochens mit dem Squamosum nicht sicher zu entscheiden.

Eine Trennung in zwei Teile ist äußerlich nur selten und dann noch undeutlich zu beobachten. Sie ist dann eine schwache Rinne, welche vom medialen Rande des Orificium tubae schräg nach hinten und außen eine Strecke über die Bulla verläuft. Deutlich scheint diese Trennung nur bei *Icticyon venaticus* Lund zu sein, für welchen Huxley (1880) angibt: »The tympanic bullae are not evenly arched...; but the outer is separated from the inner moiety of the convex surface by a well-defined oblique ridge«. Auch bei *Canis cancrivorus* Desm. finde ich diese Rinne ziemlich deutlich entwickelt und der von *Felis* sehr ähnlich.

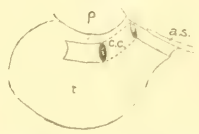
Der Proc. mastoideus ist schwach entwickelt, aber im Proc.

paroccipitalis weichen die *Canidae* von allen *Herpestoidea* ab: »its anterior edge is«, wie Turner (1848) beschreibt, »applied to the auditory bulla, but instead of being at all spread out, the process is laterally compressed and very salient, both in the vertical and backward direction«. Dieser Unterschied steht offenbar wieder im Zusammenhang mit der geringen Ausdehnung der Bulla nach hinten und es verdient denn auch Erwähnung, daß Turners Beschreibung nicht zutrifft für *Canis zerda*: hier ist der Proc. jugularis nicht seitwärts abgeplattet und tatsächlich über die Bulla ausgebreitet, so daß er sich eigentlich in nichts von manchen *Herpestoidea* unterscheidet. *Otocyon* scheint dieselbe Abweichung zu zeigen; wenigstens sagt Howes (1897), daß er sich von den gewöhnlichen *Canidae* unterscheidet durch »the simple non-expanded character of its paroccipital process«.

Die innere hintere Wand der Bulla wird begrenzt durch das For. lacerum post., die innere Wand durch das Basioccipitale und manchmal, z. B. bei *Canis zerda*, auch noch durch den hinteren Teil des Basisphenoid. Immer breitet sich die Bulla bei erwachsenen Schädeln nach vorn unter dem For. lacerum ant. aus, so daß sie dieses überdeckt, aber nicht so vollkommen, daß es äußerlich nicht sichtbar bleibt. Mehr nach außen liegt zwischen Bulla und Alisphenoid das Orificium tubae und zwischen Bulla und Squamosum die Fissura Glaseri. Manchmal ist ein wenig deutlicher Proc. styliformis vorhanden.

Der Eingang des ziemlich weiten Can. caroticus liegt immer ganz im For. lacerum posterius verborgen. Von da aus verläuft die Carotis durch einen durch die innere Wand der Bulla gebildeten Kanal. Bei *Canis jubatus* Desm. ist der Verlauf dieses Kanals wie folgt (Fig. 50). Indem er als Rinne in der Bulla anfängt, die durch das Basioccipitale geschlossen ist, geht er bald über in einen ganz durch die Bullawand umgebenen Kanal, welcher schräg nach oben verläuft und dessen Ende gegenüber dem For. lacerum ant. liegt. Hier hört der Kanal jedoch nicht auf, sondern setzt sich wieder als eine tiefe Rinne der Bulla, welche parallel und medial von der knöchernen Tuba verläuft und durch das Sphenoid geschlossen wird, nach vorn fort. Hierdurch ist das For. lacerum ant. ventralwärts durch die Bulla ganz bedeckt.

Fig. 50.



Schema für den Can. caroticus von *Canis*. Erklärung s. Fig. 46, S. 503. *a.s.* Alisphenoid; *c.c.* Can. caroticus; *p.* Petrosum; *t.* Tympanicum.

aber nicht abgeschlossen. Die andern *Canidae* scheinen nicht nennenswert von *C. jubatus* abzuweichen.

Die Höhle der Bulla.

Flower (l. c.) beschreibt das Innere der Bulla von *Canis* folgendermaßen: »Interiorly a very incomplete septum springs from its anterior wall in exactly the same situation as in the *Felidae*, and divides the front part of the chamber into an outer division, in which is the opening of the eustachian tube, and an inner one, of which the anterior end is a cul-de-sac, as in *Felis*; but this septum only extends through about one-fourth or one-third of the entire cavity, so that the two chambers communicate most freely. In the hinter part of the inner chamber are a few irregular projecting bony ridges.«

Das »Septum«, von Flower genannt (und vor ihm auch von Hagenbach), ist manchmal so schwach entwickelt, daß es sich nicht unterscheidet von den andern Leisten der Innenwand der Paukenhöhle; so z. B. bei *Canis vetulus*, *C. lagopus*, *C. zerda* (Winge, 1895[a], S. 94). Dagegen finde ich es bei *C. jubatus* so stark entwickelt, daß es nur eine kleine, länglich-ovale Kommunikation zwischen beiden Abteilungen der Paukenhöhle offen läßt (s. Fig. 49). Die Übereinstimmung mit *Felis* ist jedoch viel weniger groß als Flower meint: während das Septum der *Felidae*, infolge der Art und Weise wie es entsteht, einen freien oberen Rand hat, welcher die Kommunikationsöffnung begrenzt, ist es bei *Canis jubatus* über seinen ganzen Umfang mit der Bulla vereinigt und umgibt die Öffnung ringsum. Es bildet also eine durchbohrte, nach außen geneigte Zwischenwand in der Paukenhöhle und erinnert an das Septum in der später zu beschreibenden abweichenden Bulla von *Tragulus* (jedoch mit größerer Öffnung). Sein lateraler Rand verläuft so wie der Rand, längs welchem das Septum von *Felis* von der Bulla entspringt; der mediale Rand dagegen liegt ein wenig unter dem freien inneren Rand der Bulla, mit welchem diese sich dem Petrosum anlegt. Der Rand, mit welchem das Septum die Öffnung umgibt, ist unregelmäßig eingeschnitten. Von dieser Öffnung aus läuft längs der übrigens glatten oberen Fläche des Septum sowohl nach vorn wie nach hinten eine niedrige Knochenleiste zur Wand der Bulla. Durch diese zwei Leisten zusammen mit der Öffnung wird das Septum demnach in zwei Teile geteilt, einen lateralen und einen medialen, von welchen der erstere in der Lage viel Übereinstimmung

zeigt mit einem, wenn auch wenig entwickelten Septum der *Herpestoidea*, während der letztere Teil bei den *Herpestoidea* fehlt.

Den Zustand der andern *Canidae* kann man aus dem von *Canis jubatus* ableiten durch Vergrößerung der Öffnung, wodurch ihr durch das Septum gebildeter Rand schmäler wird. Am breitesten bleibt dieser noch vorn und bildet hier das von Flower beschriebene Septum. Wo äußerlich eine Rinne sichtbar ist, entspricht dieselbe diesem Teile des Septum bei *Icticyon* habe ich dies jedoch nicht untersuchen können. Ferner bleibt auch der mediale Teil des Septum als eine niedrige Leiste bestehen, welche bis hinten in die Bulla durchläuft und da noch etwas nach außen umbiegt; dann hört sie jedoch auf, so daß der laterale Teil des Septum fast ganz verschwunden ist; nur Spuren von ihm können noch vorhanden sein.

Auch Winge (1895[a], S. 94) bemerkt, daß die Lage des Septum nicht mit *Felis* übereinstimmt, aber aus einem andern Grunde; er sagt nämlich, daß es nicht neben dem Margo sulci tympanici verläuft, sondern von diesem ausgeht und demnach den Verknöcherungen von Schleimhautfalten, welche auch bei andern *Carnivoren* oft quer von diesem Rande ausgehen, gleichzusetzen sei. Mir scheint dies aber nicht ganz richtig: besonders bei *C. jubatus* ist es klar, daß das Septum senkrecht steht zur Richtung, welche die genannten Falten haben würden.

Alle wesentlichen Bestandteile liegen in der äußeren Abteilung der Paukenhöhle, auch die Fen. cochleae, welche bei *C. jubatus* nicht zu der Öffnung des Septum in Beziehung steht. Der Rand, welcher das Trommelfell trägt, ragt weit nach innen vor, so daß das Lumen des Gehörganges ziemlich lang ist, länger als es äußerlich der Fall zu sein scheint. Es ist ein kleiner Rec. meatus vorhanden. Wie bei andern *Carnivoren* setzt sich das Alisphenoid ein wenig in die Paukenhöhle fort; es bildet zusammen mit einer Rinne in der Wand der Bulla eine ziemlich lange Tuba Eustachii ossea. Ein Proc. tubarius fehlt. Der Rec. epitympanicus ist ziemlich tief, ohne Nebenhöhle.

Der nach innen und unten vom Septum gelegene Teil der Paukenhöhle ist, wie beschrieben, meistens durch eine so weite Öffnung mit der andern Abteilung vereinigt, daß beide kaum als besondere Abteilungen betrachtet werden können; nur durch den Vergleich mit dem Zustande von *C. jubatus* wird dies möglich. Die Wand wird, insoweit sie nicht durch die Öffnung durchbohrt ist, ganz durch die Bulla gebildet und ist glatt oder trägt radiäre Leisten.

Entwicklung der Bulla.

Flower (1869[a]) gibt für das Genus *Canis* an: »The bulla is developed as in the Cats, from two parts, an outer true tympanic, and an inner cartilagineous portion. At birth ossification has not commenced in the latter, and appears in the former only as the horseshoe-shaped tympanic ring.« Hagenbach (1835, S. 38) und Vrolik (1872, S. 92) dagegen sprechen von einer häutigen Anlage der Bulla.

Flowers Angabe ist jedoch richtig: bei jungen Hunden finde ich die Bulla nach innen vom fast noch horizontalen Annulus durch ein schmales Blatt von hyalinem Knorpel gebildet. Eine selbständige Verknöcherung dieses Knorpels habe ich jedoch nicht gefunden: die Verknöcherung scheint vom Tympanicum auszugehen (s. S. 365).

Aus letzterer Tatsache geht demnach hervor, daß das Septum nicht mit dem der *Herpestoidea* zu vergleichen ist, trotz der obengenannten Punkte, in denen sie übereinstimmen. Doch tritt das Septum schon bei jungen Schädeln auf; so finde ich es z. B. schon bei einem Pullus von *C. jubatus* (Museum zu Kopenhagen). Durch den Vergleich von jungen und erwachsenen Schädeln meine ich, daß das Septum folgendermaßen gebildet wird. Nach der ersten Verknöcherung der Bulla ist ihre Wand zwischen Annulus tympanicus und Petrosum flach, während des Wachstums wird sie konkav durch Knochenansatz an der einen und gleichzeitige Resorption an der andern Seite. Die Resorption geschieht durch die Schleimhaut der Paukenhöhle, jedoch so, daß der Rand der aus kompakter Knochensubstanz bestehenden Lamelle, welche anfänglich die nach der Paukenhöhle gekehrte Oberfläche der Bulla bildete, stehen bleibt und das Septum bildet, welches nun ein größeres oder kleineres For. pneumaticum umgibt (vgl. S. 339). Die Zwischenwand entsteht mithin nicht sekundär in einer Schleimhautfalte, sondern ist von Anfang an knöchern. Ihre Übereinstimmung mit den *Herpestoidea* ist nur scheinbar.

Einen viel ursprünglicheren Zustand als bei den recenten *Canidae* beschreibt Scott (1894, S. 73; 1898[a], S. 331) für das oligocäne Genus *Daphaenus*: »The auditory bulla of *Daphaenus* is very remarkable and differs from that of any other known carnivore. Its principal peculiarities were observed and noted by Leidy, but the material at his command was insufficient to enable him to describe these

peculiarities with confidence. The tympanic is exceedingly small, and is but slightly inflated into an inconspicuous bulla, the anterior third of which is quite flat and narrows forward to a point. There is no tubular auditory meatus, the external opening into the bulla being a mere hole, but the anterior lip of this opening is drawn out into a short process, somewhat as in existing dogs. Behind the bulla is a large reniform vacuity or fossa, of which Leidy remarks: „At first, it appeared to me as if this fossa had been enclosed with an auditory bulla and what I have described as the latter was a peculiarly modified auditory process" ('69, p. 33). Several specimens representing both the White River and John Day species of *Daphaenus* show that the fossa is normal and was either not enclosed in bone, or, what seems less probable, that the bony capsule was so loosely attached that it invariably became separated from the skull on fossilization. At the bottom of the fossa (i. e., when the skull is turned with its ventral surface upward) is seen the exposed periotic, or petrosal, which is only partially overlapped and concealed by the tympanic. Such an arrangement is far more primitive than that which is found in any other known member of the canine series, and is not easy to interpret. A clue to its meaning may, however, be found in the mode of development of the bulla in the recent *Canidae*. Here, as is well-known, the structure consists of an anterior membranous and posterior cartilaginous portion, which eventually ossify and coalesce into a single bulla. Reasoning from this analogy, we may infer that in *Daphaenus* the bulla was also composed of two portions, but that only the anterior chamber was ossified, the posterior one remaining cartilaginous. Communication between the two chambers was provided for by the space which separates the hinder edge of the anterior chamber from the petrosal. If this interpretation be correct, it supplies an interesting confirmation of the results derived from the ontogenetic study of the recent genera. At all events, it seems much more probable that we have to do here with a primitive rather than a degenerate structure (Scott, 1898). Wingе (1895) bringt *Daphaenus* denn auch zu seiner Familie der *Amphictidae* s. S. 512. Scott schließt jedoch, wie aus obigem Zitat hervorgeht, die Möglichkeit nicht aus, daß eine knöcherne Bulla, also ein Entotympanicum, vorhanden gewesen ist, in welchem Falle die Übereinstimmung mit *Paradoxurus* größer gewesen wäre.

Bei *Cynodictis* aus dem Eocän und Oligocän sind beide Teile verknöchert und miteinander verwachsen, aber ihre Grenze ist deut-

lich sichtbar: »The line of junction between the two elements which compose the bulla is very plainly marked by a groove upon the external surface and shows the posterior chamber to be considerably the smaller of the two. I have not been able to detect any, even partial, septum between the two chambers, but such a septum as that of Canis may well have been present« (Scott, l. c. S. 369).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Sulcus facialis ist (bei *Canis jubatus*) tief und fast zu einem Kanal verschlossen. Das For. stylomastoideum hat die gewöhnliche Lage hinter der Gehöröffnung zwischen Mastoid und Bulla, aber, als Folge der geringeren Ausdehnung der letzteren nach hinten und in Abweichung von den *Felidae* nahe dem hinteren Ende der Bulla und gleich vor dem Proc. paroccipitalis.

Bei *Canis* ist auch ein knöchernes Tympanohyale vorhanden, aber klein und mit der Umgebung verwachsen. Es entspringt wie bei *Felis* innerhalb der Paukenhöhle und seine Spitze ist oft nach innen vom For. stylomastoideum in einem kleinen Grübchen der Bulla sichtbar.

Bei *Otocyon* soll nach Howes (1897, S. 518) das Stylohyale artikulieren mit dem Proc. paroccipitalis: der tympano-styloide Knorpel liegt in seiner ganzen Länge dem Proc. paroccipitalis an und »crossing its ventral border, it brings the head of the styloid into feeble articulation with its lower extremity, in a manner strikingly suggestive of that of the rabbit«. Jedenfalls ist dies ein abgeänderter Zustand, welcher zu erklären ist durch die Aufblähung der Bulla von *Otocyon*, wodurch das Hyoid nach hinten verlegt wird, demzufolge in Berührung mit dem Proc. paroccipitalis kommt und aus dem protrematischen in den opisthotrematischen Zustand übergeht.

Ursidae.

Bulla ossea.

Die Bulla von *Ursus* (Fig. 51) ist nicht groß und nach Flowers Beschreibung (1869[a]) von *Ursus horribilis*, welche auch für die übrigen *Ursus*-Arten, wie auch für *Tremarctos* und *Melursus* zutrifft, wenig aufgebläht (am meisten noch bei *Ursus malayanus* Raffl.) und hat eine mehr oder weniger dreieckige Gestalt: breit und fast gerade am inneren Rande und nach außen in den Boden eines langen Gehörganges verlängert. Von einer Teilung der Bulla ist äußerlich nichts

sichtbar. Sie hat eine mehr oder weniger rauhe Oberfläche. Von ihrem inneren Rande steigt sie plötzlich zu ihrer größten Höhe; von da ab geht die untere Wand allmählich in den Gehörgang über. Dieser Gehörgang liegt zwischen Mastoid und Proc. posttympanicus einerseits, Proc. postglenoideus anderseits, läuft erst horizontal und transversal, weiterhin gewöhnlich etwas nach oben und hinten und ist rinnenförmig, so daß die obere Wand durch das Squamosum gebildet wird.

Fig. 51.

Ursus, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus.

Bei einem jungen *U. malayanus* finde ich die Bulla viel größer und mehr aufgebläht als beim erwachsenen Tier; auch ist sie mehr glattwandig und abgerundet und dem äußeren Gehörgang geht noch ein zylindrischer Teil ab. Die Bulla hat hier fast ganz die Form, die sie bei den *Canidae* besitzt.

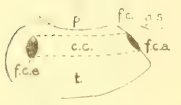
Mittels des äußeren Gehörganges ist das Tympanicum mit Mastoid und Squamosum verwachsen. Von der Bulla selbst ist das Mastoid, welches einen deutlichen stumpfen Processus besitzt, großenteils getrennt durch das For. stylomastoideum und die Grube, in welcher das Tympanohyale liegt. Wohl aber stößt der hintere Rand der Bulla gegen den Proc. paroccipitalis, welcher groß ist und infolge der geringen Entwicklung der Bulla wie des Mastoid großenteils frei hervorragt. Dann folgt nach innen das For. lacerum post., während die innere Wand der Bulla sich gegen das Basioccipitale anlegt (welches mit einem erhabenen Rande gegen die Bulla stößt und diese dadurch niedriger erscheinen läßt als sie wirklich ist) und die unregelmäßig eingeschnittene Vorderwand nach vorn unter Alisphenoid und Squamosum vorragt und die zwischen ihr und dem Alisphenoid gelegene Öffnung für die Tuba bedeckt. Vom Basisphenoid ist die Bulla durch das For. lacerum ant. getrennt. Mit dem Squamosum bildet sie die Fissura Glaseri.

Bei *Aeluropus* stimmt die Bulla in der Form mit *Aelurus* (s. S. 530) überein, ist aber verhältnismäßig kleiner (Mivart, 1885[*]). Nach der Abbildung von Ray Lankester (1891) zu urteilen, gleicht sie fast ganz der von *Ursus*.

Der Can. caroticus von *Ursus*, welchen Turner (1848) und Flower ausführlich beschrieben haben, ist weit und fängt wie bei den Hunden weit hinten an mit einer Öffnung, welche bei alten

Tieren durch die Seiten des Basioccipitale bedeckt und ganz im For. lacerum eingeschlossen wird, während sie bei jungen Schädeln (und wie es scheint bleibend bei *U. malayanus*) unbedeckt ist; von da aus läuft der Kanal (Fig. 52) in einer etwas geschwungenen Linie nach vorn, ganz in der inneren Wand der Bulla eingeschlossen, und mündet an der vorderen Spitze der Bulla, gleich nach innen vom Orificium tubae. Am Ende des Kanals angelangt, muß die Carotis sich nach oben und hinten umbiegen, um durch das For. lacerum ant. in die Schädelhöhle einzutreten.

Fig. 52.



Schema für den Can. caroticus von *Ursus*. Erklärung s. Fig. 46, S. 503. *a.s.* Alisphenoid; *c.c.* Can. caroticus; *f.c.* For. caroticum; *f.c.a.*, *f.c.e.* For. carot. ant. und post.; *p.* Petrosum; *t.* Tympanicum.

Die Höhle der Bulla.

Nach den Beschreibungen von *Ursus horribilis* durch Flower und *U. maritimus* durch Denker (1899), welche sich gegenseitig teilweise ergänzen, ist der Zustand der folgende.

Ein Septum, übereinstimmend mit dem der *Felidae*, fehlt ganz. Flower beschreibt nur »a low and thin ridge of bone with a concave free margin«, welches sich zwischen dem vorderen Teile des Margo sulci und dem Ostium tubae vom Boden der Höhle erhebt. Denker, der dieselbe Knochenleiste beschreibt, betrachtet die Grube, welche durch sie vom größten Teile der Paukenhöhle abgetrennt wird, als Fossa pro tensore tympani. Jedenfalls stimmt die Knochenleiste durch ihre Lage und durch ihren vom Trommelfell ausgehenden Verlauf nicht zum wenigsten mit dem Septum der *Felidae* überein.

Auch mit einer von Hyrtl (1845) genannten Leiste scheint dies nicht der Fall zu sein; er schreibt: »Bei Ursus erscheint die erste Andeutung einer Trennung der Paukenhöhle, durch eine vom Boden derselben sich erhebende Leiste, in zwei ungleiche Hälften«, später jedoch, über das Septum der *Herpestoidea* handelnd: »Es muß eine Verwechslung sein, wenn Cuvier auch den Bären dieses Zerfallen der Trommelhöhle zuschreibt. Ich sehe bei Ursus maritimus und arctos außer einer niedrigen Leiste nichts davon. Ursus labiatus, dessen Bullae osseae sehr dünnwandig sind, hat an der ganzen inneren Oberfläche derselben nicht eine Spur von Scheidewänden.«

Aus dieser Beschreibung scheint hervorzugehen, daß diese Leiste (wenn sie nicht dieselbe ist, wie die von Flower und Denker beschriebene) höchstens mit dem Septum der *Canidae* zu vergleichen ist.

Außerdem beschreibt Denker noch einige schwache, ebenfalls vom Trommelfell ausstrahlende Knochenleisten, aber übrigens ist die Höhle ganz ungeteilt.

Der äußere Gehörgang, welcher äußerlich ganz allmählich in die Bulla übergeht, ist innen deutlich von der Paukenhöhle getrennt. Die Ursache hiervon ist, daß der Boden des Gehörganges viel dicker ist als die Wand der Bulla und außerdem mit dem Rande, welcher die Membrana tympani trägt, etwas in die Bulla hineinragt (Fig. 51). Der proximale Teil der unteren Wand des Gehörganges steigt nach auswärts erheblich und bildet mithin einen Recessus meatus; ferner verläuft das Lumen des Gehörganges horizontal.

Der Innenrand der Bulla ist nach innen umgebogen und legt sich gegen das Petrosum an. Die lange Tuba Eustachii ossea wird nach Denker ganz durch das Tympanicum gebildet: »Zur Bildung der oberen Wand schiebt sich eine Platte der Pars tympanica von außen unter das Tegmentum tympani« (l. c., S. 37), so daß die obere Wand nicht, wie die Regel ist, durch das Alisphenoid gebildet wird. Bei jungen Schädeln ist dies letztere noch wohl der Fall.

Entwicklung der Bulla.

Flower schreibt: »Whether the whole of this bone [nämlich die Bulla] is developed from the original tympanic, or whether the bullate inner portion is . . . ossified from a distinct cartilage of its own, I am not at present able to determine. In the youngest Bears' skulls that I have examined, the ossification of the whole bulla is continuous with that of the tympanic ring and floor of the meatus.« Bei einem drei Tage alten *Ursus maritimus* finde ich den Annulus vom Petrosum schon durch eine ziemlich breite Wand getrennt, welche jedoch ausschließlich häutig ist. Wenn demnach Knorpel auftritt, so entsteht er erst spät.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Can. facialis ist, wie Denker für *Ursus maritimus* angibt, eine offene Rinne. Das For. stylomastoideum liegt hinter der Gehöröffnung zwischen Bulla und Mastoid (und nicht, wie Denker sagt, zwischen Bulla und Proc. paroccipitalis). Es liegt im vorderen Teile einer Rinne zwischen Bulla und Mastoid, in dessen Boden mehr nach innen und hinten manchmal die Spitze des Tympanohyale sichtbar ist, ein wenig in eine durch die Bulla gebildete Vagina eingesenkt.

Procyonidae.

Bulla ossea.

Die Bulla unterscheidet sich von der von *Ursus* stets durch eine größere vertikale Achse, mit den *Mustelidae* besteht kein durchgehender Unterschied. Die Bulla von *Procyon* (von welcher sich die von *Bassaris* nach Flower, 1869[a], nur durch geringere Größe unterscheidet) hat z. B. große Ähnlichkeit mit der vom Dachse und ist nur mehr aufgeschwollen; bei *Nasua* ist sie mehr kugelförmig und im Vergleich mit der Größe des Schädels klein, aber im Verhältnis zu ihrer Größe stark aufgebläht. Dies letztere ist auch der Fall bei *Bassaricyon gabbi* Allen: »the auditory bullae are greatly swollen posteriorly; depressed and laterally compressed anteriorly« (Allen, 1876). Bei *Cercoleptes* weicht die Bulla, wie Flower erwähnt, von *Nasua* und *Procyon* dadurch ab, daß sie weniger stark aufgebläht ist (wiewohl doch noch mehr als bei *Ursus*). Die Bulla von *Aelurus* beschreibt Flower als »very small and simple, prominent and rounded on the inner side«; sie zeigt demnach offenbar mehr Übereinstimmung mit den übrigen *Procyonidae* als mit den *Ursidae*, zu welcher Familie dieses Genus auch bisweilen gebracht wird. Nie ist die Bulla in der Sagittalachse stark verlängert.

Nach außen geht sie über in die verlängerte untere Wand des äußeren Gehörganges, welcher (trotz der mit den *Mustelidae* übereinstimmenden Gestalt und Lage des Proc. mastoideus) nicht oder wenig nach vorn gerichtet ist, aber übrigens keine Abweichungen von den *Mustelidae* zeigt; die obere Wand wird durch das Squamosum gebildet.

Auch die Eigenschaften von Proc. mastoideus und paroccipitalis weichen von den *Mustelidae* nicht ab. Besonders bei *Procyon* sind beide gut entwickelt, bei den kleineren Arten (*Cercoleptes*, nach Flower auch *Bassaris* und nach Allen *Bassaricyon gabbi* sind sie schwächer. Beide sind großenteils frei von der Bulla und nicht über sie ausgebreitet.

Nach vorn ist die Bulla nicht so weit längs dem Basisphenoid verlängert wie es bei den *Mustelidae* in der Regel der Fall ist. Dies erklärt sich außer vielleicht bei *Cercoleptes*) aus der größeren vertikalen Aufschwellung, durch welche eine horizontale Vergrößerung überflüssig zu sein scheint. Auch ist die Lage der Fossa glenoidea mehr normal als bei den *Mustelidae*. Ferner steht hiermit im Zusammenhange, daß das For. lacerum ant. nur z. T. durch die Bulla

bedeckt wird und äußerlich deutlich sichtbar bleibt. Dagegen wird durch das Übergreifen der Bulla wohl das Ost. tymp. tubae bedeckt und demnach eine kurze Tuba ossea gebildet.

Der Can. caroticus ist ein geschlossener Kanal in der inneren Wand der Bulla. Sein Eingang ist weit und liegt nie im For. jugulare verborgen, aber übrigens ohne feste Regel. Meistens liegt er ziemlich weit nach hinten, bei *Cercoleptes* jedoch fast vorn in der Bulla, in gleicher Höhe wie die Naht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, bei *Bassaricyon gabbi* nach Allens Abbildung ungefähr in halber Höhe der inneren Wand der Bulla. Das For. caroticum ant. liegt vorn in der Bulla ungefähr unter dem For. lacerum ant.

Die Höhle der Bulla.

Das Septum der *Herpestoidea* fehlt: Flower erwähnt dies für *Procyon* und *Bassaris* und auch bei *Nasua* und *Cercoleptes* ist es, soweit man es durch die äußere Gehöröffnung beobachten kann, der Fall. Auch sonst nennt Hyrtl (1845) die Innenwand der Paukenhöhle bei *Procyon* und *Nasua* glatt; beim ersteren finde ich einige sehr niedrige radiäre Leisten, nebst einer durch den Carotiskanal gebildeten Wulst.

Bei *Procyon lotor* L. finde ich ferner folgendes: die hintere, innere und vordere Wand der Bulla sind nach innen umgebogen und legen sich mit ihrem Rande gegen das Petrosum. Das Ost. tymp. tubae ist nicht wie gewöhnlich eine einfache runde Öffnung zwischen Bulla und Petrosum, sondern ist verlängert zu einem von hinten und außen nach vorn und innen verlaufenden Spalt, welcher die ganze Länge des umgebogenen Teiles der vorderen Wand der Bulla einnimmt; hierdurch wird ein Kanal gebildet, welcher nach oben durch das Alisphenoid geschlossen ist, ventralwärts jedoch offen bleibt.

Entwicklung der Bulla.

Untersuchungen über die Entwicklung der Bulla bestehen nicht; wahrscheinlich verknöchert sie ganz vom Tympanicum aus.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

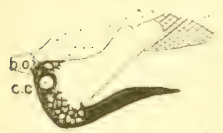
Das For. stylomastoideum liegt an der gewöhnlichen Stelle zwischen Bulla und Mastoid und ist einfach; das Tympanohyale ist äußerlich nicht sichtbar.

Mustelidae.

Bulla ossea.

Die Gestalt der Bulla (für die verschiedenen Genera durch Flower, 1869[a], und Mivart, 1885[a], beschrieben) ist ziemlich stark variabel. Zwar stimmt sie bei allen Arten darin überein, daß sie, wie Turner (1848) es beschreibt, an der Innenseite plötzlich zu ihrer größten Höhe aufsteigt und dann zu dem Gehörgang sich senkt (Fig. 53), aber diese Eigenschaft haben die *Mustelidae* mit den meisten *Carnivoren* gemeinsam. Die größte Höhe liegt in oder vor der Mitte der Längsachse; nur die langgestreckte Bulla der kleineren *Putorius*-Arten (*nivalis* L., *ermineus* L.) ist in ihrer hinteren Hälfte etwas höher als in ihrer vorderen und vielleicht ist dasselbe der Fall bei *Helictis*, wo wenigstens nach Flower der hintere Teil der Bulla mehr geschwollen ist als gewöhnlich. Wichtig ist, daß äußerlich nie eine Spur einer Einteilung in zwei zu finden ist und zweitens die Tatsache, daß fast immer ein ziemlich langer zylindrischer Gehörgang vorhanden ist. In allen diesen Eigenschaften stimmen die *Mustelidae* mit den *Ursidae* überein.

Fig. 53.



Putorius, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus.

Auch durch die meistens geringe Aufblähung zeigt die Bulla mehr Annäherung an die *Ursidae* als an irgendeine andre Familie der *Fissipedia*. Bei den kleineren Arten ist sie nach Turner relativ größer als bei den größeren. Sehr flach ist die Bulla z. B. bei *Mephitis*, *Lutra*, *Aonyx*, *Galictis vittata* und *Mydaus meliceps*, ziemlich stark aufgebläht bei *Putorius nivalis*. Es gibt jedoch mehrere Ausnahmen von Turners Regel: so ist z. B. die Bulla einer der größten Arten, *Meles taxus*, verhältnismäßig sehr stark aufgebläht, die von *Taxidea* nach Flower noch mehr. Außer der Größe der Art wirken demnach noch andre Faktoren auf die Bulla ein; bei den *Lutrinae* steht ihre flache Gestalt vermutlich im Zusammenhange mit der Abflachung des ganzen Schädels.

Die Gestalt der Bulla ist länglich und oft ist sie nach hinten vom Gehörgang und vom For. stylomastoideum nicht weniger verlängert als es bei den *Viverridae* und *Felidae* der Fall ist. Am stärksten ist dies der Fall bei den *Putorius*-Arten, bei welchen die Bulla dadurch einige Ähnlichkeit zeigt mit den *Herpestinae*, und bei *Lutra* und *Aonyx*, wo dieser hintere Teil der Bulla stark verschmälert ist.

Auch in der Länge und Weite des zylindrischen Gehörganges (soweit äußerlich sichtbar) bestehen viele Unterschiede. Am kürzesten, sogar kaum vorhanden, ist er bei *Putorius*, lang z. B. bei *Enhydra*, *Lutra lutra*, *Galictis vittata*, *Arctonyx* und *Mephitis* (nach Flower), sehr weit bei *Mydaus meliceps*. Er verläuft immer horizontal und meistens ziemlich stark nach vorn, wie es scheint als Folge davon, daß der Proc. mastoideus schräg nach unten und vorn gerichtet ist und dadurch den Gehörgang nach vorn verschiebt. Nach hinten liegt er dem Mastoid und den Proc. posttympanicus an und ist mit beiden ankylosiert. Vom Proc. postglenoideus bleibt er in der Regel getrennt. Wahrscheinlich ist er oben nicht durch das Tympanicum geschlossen.

Der Proc. mastoideus zeigt viel Übereinstimmung mit dem von *Ursus*. Er ist meistens gut entwickelt und, wie schon gesagt, nach vorn gerichtet. Der Proc. paroccipitalis ist klein aber doch meistens frei von der Bulla; bei *Putorius* jedoch, wo die Bulla am meisten nach hinten verlängert und aufgeschwollen ist, ragt er gar nicht frei hervor und ist, in der Art der *Herpestoidea*, einigermaßen über die Bulla ausgebreitet. Auch bei *Helictis* »steht er nicht so weit von der Bulla ab, wie in der Gruppe gewöhnlich ist« (Flower). Übrigens sind jedoch die Unterschiede von Proc. mastoideus und paroccipitalis bei verschiedenen Genera nur gering und die durch Turner gegebene Regel, daß beide Fortsätze bei größeren Arten stärker sind als bei kleineren, hat ebensowenig wie die obengenannte, sich auf die Bulla beziehende, allgemeine Gültigkeit.

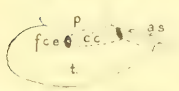
Das For. lacerum post. ist bei den *Lutrinae*, besonders bei *Enhydra*, sehr weit. Die innere Wand der Bulla wird begrenzt durch das Basioccipitale und meistens über eine beträchtliche Länge auch noch durch das Basisphenoid. Die Bulla ist demnach nicht nur in der Regel nach hinten, sondern auch nach vorn verlängert, als suche sie auf diese Weise eine Entschädigung für ihren geringen vertikalen Durchmesser. Vielleicht besteht ein Zusammenhang zwischen dieser Gestalt der Bulla und der immer relativ weit nach vorn gerichteten Lage der Fossa glenoidea (besonders bei *Putorius nivalis* und *ermineus*; vgl. Winge, 1881, S. 18—19); hierdurch hat die Bulla mehr Raum bekommen, um sich in horizontaler Richtung, besonders nach vorn, auszubreiten, wodurch eine Aufblähung in vertikaler Richtung überflüssig wurde.

Durch die Verlängerung der Bulla werden For. lacerum ant. und Tuba-Öffnung ganz bedeckt. Bei *Mydaus meliceps* ist dieser ganze

vordere Teil schmal und abgeplattet, einem Proc. styliformis ähnlich und vermutlich nicht hohl. Ein ähnlicher Proc. styliformis, aber viel kürzer, kommt auch bei andern *Mustelidae* vor. Nur bei *Zorilla* und *Paecilogale* erstreckt sich die Bulla bis zum For. ovale und ist dabei mit dem Proc. pterygoideus verwachsen, was auch bei einigen *Putorius*-Arten (*P. sarmaticus* und *larvatus*) der Fall ist (Winge, 1895[a]). Bei *Zorilla* ist außerdem der äußere Gehörgang mit dem Proc. postglenoideus verwachsen, von welchem sie sonst meistens frei bleibt (s. oben), schon wieder infolge der vorderen Lage der Fossa glenoidea. Jedoch stimmt *Mellivora*, bei welcher die Bulla sich nicht besonders stark nach vorn ausdehnt, hierin mit *Zorilla* überein: »ihr Tympanicum ist in einer besonderen Art ausgebreitet über und fest verwachsen mit der Hinterseite des Proc. postglenoideus« (Winge, l. c., S. 67).

Das Foramen caroticum post. ist weit und liegt weit nach vorn, bei *Putorius nivalis* und *ermineus* selbst ungefähr auf der Höhe der Naht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, manchmal mehr nach hinten, im allgemeinen ungefähr in der Mitte der inneren Wand der Bulla und immer weit vor dem For. jugulare. Der Kanal ist ganz durch die Wand der Bulla umgeben (Fig. 54); nur bei *Mydaus meliceps* finde ich ihn als eine ventralwärts nicht ganz geschlossene Rinne. Namentlich bei *Enhydra* ist er außergewöhnlich weit und erinnert dadurch an die *Pinnipedia*. Er endet beim For. lacerum ant., aber setzt sich als eine Rinne zwischen Bulla und Sphenoid nach vorn fort und endet hier mit einer Öffnung medial vom Orificium tubae.

Fig. 54.



Schema für den Can. caroticus der *Mustelidae* (*Putorius*). Erklärung s. Fig. 46, S. 503. *a.s.* Alisphenoid; *c.c.* Can. caroticus; *f.c.c.* For. carot. post.; *p.* Petrosum; *t.* Tympanicum.

Die Höhle der Bulla.

In Übereinstimmung mit der Gestalt der Bulla ist ihre Höhle untief, aber in sagittaler Richtung langgestreckt. Der nach innen umgebogene Rand der Bulla legt sich gegen das Petrosum an. Das Septum der *Herpestoidea* fehlt. Nur bei *Helictis* beschreibt Winge (1881, S. 16 und 1895[a], S. 95) etwas, das mit demselben Ähnlichkeit hat: »Bei Helictis findet man in der Paukenhöhle eine Zwischenwand, welche größer ist als bei irgend welchem Hunde, ausgehend vom Annulus, ungefähr quer durch die Paukenhöhle.« Sie scheint anders gebildet zu sein als die Zwischenwand der *Herpestinae*, da

Winge sie nur vergleicht mit den Leisten in der Paukenhöhle andrer *Mustelidae* und der Hunde.

Diese bei den *Mustelidae* öfters auftretenden Leisten und Kämme sind zu vergleichen mit denen, welche auch bei andern *Carnivoren* oft angetroffen werden. Bei den *Mustelidae* erreichen sie jedoch eine viel stärkere Entwicklung als bei den übrigen *Carnivoren*, und man kann dieselben Stadien unterscheiden wie bei den *Ungulaten*. Bei *Lutra lutra* wird nur eine kleine Anzahl Leisten gefunden, die sich radial vom Margo sulci aus von der Wand der Bulla erheben. Derartige unvollständige Septen erwähnt Flower auch bei *Meles* (er nennt hier nur zwei Leisten, während Dieterich spricht von »verschiedene Vorsprünge von Pyramide, Paukenring und vom Umfang der Pauke ausgehend« und Hyrtl von einer großen und am hinteren Ende mehreren kleineren Leisten), und ferner bei *Zorilla*, *Taxidea* und *Gulo*, andre auch bei *Mustela*. Als Beispiel von Unterschieden bei verwandten Arten kann *Galictis* genannt werden: bei *G. barbara* ist die Bulla nicht gekammert, bei *G. vittata* ist sie einigermaßen zellig (Winge). Bei den *Putorius*-Arten schließlich haben die Zwischenwände in Anzahl zugenommen und stehen dichter nebeneinander, wobei sie zugleich durch Querbälkchen und -Leisten verbunden sind (Fig. 53); ein Teil der Paukenhöhle ist dadurch zellig geworden; die radiäre Struktur ist (bei *P. putorius*) noch sehr deutlich zu unterscheiden. Vergleicht man den Zustand von *Lutra* usw. mit dem von *Equus* und manchen *Artiodactyla* so kann man *Putorius* vergleichen mit den *Suidae* u. a.

Bei *Putorius putorius* enthält der Proc. mastoideus Zellen, welche mit denen der Bulla zusammenzuhängen scheinen. Auch für *Mephitis* erwähnt Winge, daß die Paukenhöhle in Verbindung steht mit einer Höhle in der Pars mastoidea und dasselbe ist wahrscheinlich der Fall bei *Taxidea*, wo nach Winge das Mastoid geschwollen ist (*Taxidea* sollte nach ihm sich darin unterscheiden von *Mydaus*, wo ich jedoch in Übereinstimmung mit Mivart eine ähnliche Aufblähung finde).

Wiewohl in beiden Fällen (*Putorius putorius*, *Lutra lutra*, in denen ich das Innere der Paukenhöhle habe untersuchen können, in ihrem vorderen Teil die Bestandteile der Wand miteinander verwachsen waren, ist es ziemlich sicher, daß die ziemlich lange, knöcherne Tuba, gleich wie Denker es für *Ursus* angibt, ganz durch das Tympanicum umgeben wird. Man kann sich diesen Zustand natürlich so entstanden denken, daß die Ränder der Rinne, welche

das Tympanicum in andern Fällen für die Tuba bildet, miteinander verwachsen; das Alisphenoid ist dabei nicht nur von der Begrenzung der Tuba, sondern auch von der der Paukenhöhle ausgeschlossen.

Der äußere Gehörgang ist länger als man nach der äußeren Gestalt erwarten würde. Besonders bei *Putorius*, wo er, von außen gesehen, fast ganz zu fehlen scheint, ist dies der Fall (Fig. 53). Die Ursache dieser Erscheinung ist, wie FLOWER bemerkt, zu suchen in der Dicke der unteren Wand des Gehörganges, wodurch er äußerlich einen Teil der Bulla zu bilden scheint. Der proximale Teil der unteren Wand des Gehörganges bildet einen sehr spitzen Winkel mit dem stark geneigten Trommelfell, so daß ein Recessus gebildet wird. Nahe am Übergang in den Recessus hat die untere Wand des zylindrischen Teils des Gehörganges von *Putorius putorius* eine sehr feine, spaltförmige Durchbohrung, was an die *Herpestinae* erinnert; bei den übrigen *Putorius*-Arten scheint sie meistens zu fehlen. Wie gewöhnlich ragt der das Paukenfell tragende Rand eine Strecke in die Paukenhöhle vor.

Entwicklung der Bulla.

Über die Entwicklung der Bulla sind mir keine speziellen Untersuchungen bekannt.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das For. stylomastoideum liegt zwischen Bulla und Mastoid. Öfters ist es in zwei Öffnungen geteilt, von welchen die eine ein wenig nach hinten und innen von der andern liegt (dies finde ich z. B. bei *Lutra lutra*, *Putorius putorius*, *Mydaus meliceps*, *Aonyx leptonyx*, *Meles taxus*, *Galictis vittata*, *Gulo borealis*, *Enhydra lutris*). In andern Fällen (*Zorilla striata*, *Mustela martes* und *foina*, *Putorius nivalis*, *Galictis barbara*) ist nur eine Öffnung da, welche dann jedoch meistens hantelförmig eingeschnürt ist. Ich vermute, daß nur die vordere Öffnung bzw. die vordere Abteilung der hantelförmigen Öffnung den Facialis durchläßt und demnach das eigentliche For. stylomastoideum ist, während die hintere für den Tympanostyloidknorpel bestimmt ist, da ich bei einem Schädel von *Galictis barbara* das Tympanohyale im hinteren Teil der hantelförmigen Öffnung hervorragen finde. Dies ist der einzige Fall, in welchem ich ein deutliches Tympanohyale antraf; es scheint fast immer derart mit dem Tympanicum zu verwachsen, daß es nicht zu

unterscheiden ist auch nicht innerhalb der Paukenhöhle, wenigstens bei *Putorius putorius* und *Lutra lutra*). Manchmal tritt vor dem For. stylomastoideum noch eine kleine Öffnung auf, welche die Wand des äußeren Gehörganges durchbohrt[1].

Phocidae.

Bulla ossea.

Die Gestalt von Bulla und äußerem Gehörgange (Fig. 55) zeigt die größte Übereinstimmung mit dem Typus der *Arctoidea*; nur ist die Bulla sehr stark aufgeschwollen und immer viel größer als es bei diesen letzteren je der Fall ist. Natürlich bestehen hierin auch bei den *Phocidae* untereinander Unterschiede, welche man z. B. bei Allen (1880), Mivart (1885[b]) und Turner (1888) erwähnt findet: so ist die Bulla besonders bei *Cystophora cristata* Erxl. und *Phoca groenlandica* Fabr. sehr stark geschwollen, während dies bei *Phoca barbata* Fabr. weniger als bei den andern Arten von *Phoca* der Fall ist; auch für die *Monachinae* wird eine kleine Bulla angegeben. Bei jungen Individuen von *Phoca* und *Cystophora* ist sie relativ ungefähr ebenso groß wie bei den erwachsenen Tieren. Dagegen ist bei *Monachus tropicalis* Gray, eine Art mit einer im ausgewachsenen Zustande besondes kleinen Bulla, diese nach J. A. Allen (1887) beim jungen Tier relativ stärker geschwollen, ein Zustand demnach, welcher mit *Ursus* zu vergleichen ist.

Fig. 55.

Phoca, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus.

[1] Darf man Rathke (1832) glauben, so sollte bei einigen *Mustelidae* die Verbindung des Zungenbeins mit dem Schädel ihre ursprüngliche Lage ganz verlassen haben. Er schreibt (S. 46): »Wie bekannt, so hängt das Zungenbein der meisten Säugethiere mit der untern Fläche der Schläfenbeine zusammen. Sehr auffallend muss deshalb die Erscheinung sein, dass beim Iltis und Marder, und vielleicht auch bei andern Mustelen, die obern Enden der vordern Hörner des Zungenbeines, während sie bedeutend an Länge zunehmen, wie in den Vögeln, allmählich ihre ursprüngliche Stelle verlassen, und an den Seitentheilen der Schläfenbeine eine beträchtliche Strecke nach oben, obschon nicht zugleich auch, wie in den Vögeln, nach vorne, sondern gegentheils etwas nach hinten, hinaufrücken.«

Von unten gesehen hat die Bulla ungefähr die Gestalt eines Dreiecks, nach außen geht sie allmählich in die untere Wand eines ziemlich langen Gehörganges über; gewöhnlich verläuft diese Wand ungefähr transversal und etwas nach oben. Auch die hintere und zum Teil die vordere Wand des Gehörganges werden durch das Tympanicum gebildet; die erstere ist länger als die untere und vordere Wand, so daß die Gehöröffnung mehr oder weniger nach vorn gerichtet ist. Sehr stark ist dies der Fall bei *Phoca groenlandica*, indem die hintere Wand des Gehörganges an ihrer Spitze nach vorn umgebogen ist und die Öffnung demnach von der Seite her ganz unsichtbar macht.

Bei *Ommatophoca* beschreibt Mivart (l. c., S. 490) den Gehörgang folgendermaßen: »The meatus opens between the outwardly projecting mastoid and the postglenoid process, so that practically its lateral walls, but not its floor, are prolonged outwards.« Nach dieser Darstellung würde *Ommatophoca* hierin den *Otariidae* ähnlich sein, aber Turners Beschreibung ist damit nicht in Übereinstimmung.

Schon früh ist der Gehörgang mit Mastoid und Squamosum verwachsen, aber bei jungen Schädeln ist deutlich zu sehen, daß er oben und außerdem oben und vorn durch das Squamosum geschlossen wird und nicht, wie Denker (1899) für *Phoca groenlandica* angibt, durch das Tympanicum.

Daß der (äußerlich sichtbare) zylindrische Teil des Gehörganges kürzer ist als bei *Ursus*, ist zum Teil eine Folge der größeren Ausdehnung, auch in horizontaler Richtung, der Bulla, wobei sie auch einen Teil der Wand des Gehörganges in sich aufnimmt. So ist vielleicht auch zu erklären, daß bei *Macrorhinus leoninus* L. nach der Beschreibung von Turner (l. c., S. 11 und 68) eine kleine Bulla begleitet wird von einem langen äußeren Gehörgange.

H. N. Turner (1848) beschreibt das Mastoid von *Phoca* folgendermaßen: »it is swollen, and appears to form a portion of the auditory bulla, more or less connected with the tympanic portion, from which it is separated by a depressed groove running from the stylo-mastoid foramen backwards and a little inwards« (l. c., p. 84). An dieser Aufblähung beteiligt sich außer dem Mastoid auch das hintere Ende des Squamosum, also die Umgebung des Proc. posttympanicus ein wenig; bei *Halichoerus grypus* sind beide Teile, der kleinere durch das Squamosum und der größere durch das Mastoid gebildete, durch eine Rinne getrennt. Der aufgeblähte Teil

des Mastoid wird von Mivart (1885[b]) als ein nach außen gerichteter Proc. mastoideus beschrieben, wiewohl er kaum ein »Fortsatz« genannt werden kann. Bei *Cystophora* ist er sehr stark entwickelt, bei *Macrorhinus* dagegen nach Mivart nur bei dem ♂ vorhanden. Bei *Ommatophoca* ist die Aufblähung des Squamosum stark: »The mastoid is prominent, and its prominence is continuous with that of the squamosal above the external auditory meatus, immediately above which opening is a great, antero-posteriorly extending bony swollen prominence« (Mivart).

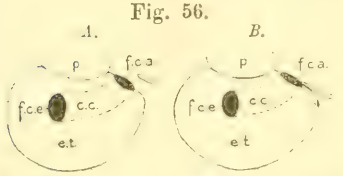
Vom Exoccipitale mit seinem meistens rudimentären Proc. paroccipitalis und auch meistens vom Basioccipitale ist die Bulla durch einen weiten Spalt getrennt, ein Zustand, durch den die *Phocidae* von allen *Fissipedia* abweichen. Nur bei *Phoca barbata* legt sich die innere Wand der Bulla in ziemlich großer Ausdehnung an das Basioccipitale. Da auch das Petrosum in der Regel das Basioccipitale nicht erreicht, sind die meistens sehr großen Foramina lacera zu einem Spalt vereinigt. Den Raum zwischen Bulla und Exoccipitale schließt das Petrosum, von welchem demnach ein schmaler Streifen auf der Ventralfläche des Schädels sichtbar ist. Dieser Streifen wird gebildet durch den verdickten, geschwollenen Hinterrand des Petrosum und ist eine Fortsetzung der Mastoidanschwellung nach innen; nur bei *Cystophora* ist er von dieser durch eine schmale, aber tiefe Rinne getrennt (s. Fig. 57).

Während die Bulla also vom Basioccipitale getrennt bleibt, hat ihre Größe zur Folge, daß sie sich nach vorn bis längs dem Basisphenoid erstreckt und dasselbe berührt. Hierbei bedeckt sie zum Teil das For. lacerum ant. und beteiligt sich dadurch, wie auch Denker bemerkt, am Abschluß der Gehirnhöhle. Dieser Teil der Bulla überdeckt auch die Tuba, wofür eine Öffnung offen bleibt zwischen Bulla und Alisphenoid (*Phoca*) oder zwischen Bulla und Squamosum (*Halichoerus*); *Cystophora* zeigt (wenigstens bei jungen Schädeln) die Eigentümlichkeit, daß das Pterygoid und selbst das Palatinum, welches sich in einem schmalen Streifen längs dem äußeren Rande des Pterygoid nach hinten fortsetzt, statt des Alisphenoid oder Squamosum an der Begrenzung des Orificium tubae sich beteiligen (vgl. Fig. 57). Weiter nach außen liegt dann die Bulla dem Squamosum an, womit sie frühzeitig verwächst.

Das For. caroticum post. liegt hinter der Mitte des inneren Randes der Bulla, also etwas mehr nach vorn als bei *Ursus* und mehr in Übereinstimmung mit den übrigen *Arctoidea*. Der Kanal

wird ganz durch die Bulla umgeben (Fig. 56). Er unterscheidet sich im allgemeinen von den *Arctoidea* (außer *Enhydra*) durch seine Weite. H. N. Turner (1848, S. 84) gibt auch als Unterschied von den Bären an, daß der Kanal bei *Phoca* keine zweite nach außen führende Öffnung hat; er führt nämlich dadurch, daß die Bulla das For. lacerum ant. bedeckt, direkt in die Schädelhöhle, so daß die Carotis int. nicht erst noch an der Oberfläche zu erscheinen braucht, wie bei *Ursus*; hierin besteht demnach mehr Übereinstimmung mit den *Mustelidae*. Das For. lacerum ant. ist jedoch nicht ganz bedeckt; bei *Cystophora* hat es noch einen weiten Eingang zwischen Bulla und Sphenoid, bei den übrigen ist der Eingang enger und besteht oft nur aus einem engen, in der Bullawand eingeschlossenen Kanal, welcher in den vorderen Teil des Can. caroticus führt (so bei *Halichoerus* und oft bei *Phoca*; s. Fig. 56).

Fig. 56.



Schemata für den Can. caroticus der *Phocidae*, *A. Cystophora*, *B. Halichoerus*. Erklärung wie Fig. 46, S. 503. *c.c.* Can. caroticus; *f.c.a.*, *f.c.e.* For. carot. ant. und post.; *e.t.* Entotympanicum; *p.* Petrosum.

Die Höhle der Bulla.

Die außerordentlich dicke und harte Bullawand umschließt eine große, ungeteilte Paukenhöhle. Der nach innen umgebogene Rand der Bulla schließt eng an das Petrosum an. Es ist demnach ein tympano-periotischer Spalt, welchen Huxley (1864) erwähnt, nicht vorhanden. Der hintere Rand der Bulla bedeckt nach der Beschreibung von Hyrtl und Denker zum Teil die sehr große Fen. cochleae. Die Wand der Paukenhöhle ist glatt, außer einer längs verlaufenden Wulst, welche auf der medialen Wand durch den Carotiskanal verursacht wird (Fig. 55). Der Margo sulci tympanici ragt auch nach Denkers Beschreibung (1899) von *Phoca groenlandica* nur wenig in die Paukenhöhle vor, während das Trommelfell fast vertikal steht, aber eine ziemlich große Deklination hat. Der Anfangsteil des Gehörganges bildet einen deutlichen Recessus.

Das Ost. tymp. tubae zeigt große Übereinstimmung mit dem von *Procyon*. Auch hier ist es ein langer Spalt in der oberen Wand desjenigen Teils der Bulla, welcher eine Ausbuchtung nach vorn vom Petrosum bildet. Nach oben wird es jedoch nicht durch das Alisphenoid sondern durch das Squamosum verschlossen (was auch Denker für *Phoca groenlandica* angibt).

Der Recessus epitympanicus ist vergrößert durch eine Konkavität des Planum epitympanicum, so daß man vielleicht von einer kleinen Nebenhöhle sprechen könnte; da jedoch der Incus der *Pinnipedia* außergewöhnlich groß ist, wird dadurch allein schon die Größe des Recessus erklärt. Nach Hyrtl (1845) ist die Vergrößerung am stärksten bei *Macrorhinus leoninus*, »welcher unter allen Tieren den größten und dicksten Amboß hat«. Denker beschreibt den Recessus bei *Phoca groenlandica* folgendermaßen: »Nach hinten oben communiziert das Cavum tympani mit einem großen Hohlraum, der sich lateralwärts über der hinteren oberen Gehörgangswand stark vorwölbt. . . . Die laterale Wand dieses Hohlraums, der als Pars epitympanica zu bezeichnen sein dürfte und der den Hammerkopf und den Amboßkörper aufnimmt, überragt den hinteren oberen Trommelfellrand nach außen um ca. 6 mm. Während die übrigen Wände im ganzen platt und ohne Erhabenheiten sind, erscheint die hintere Wand unregelmäßig höckerig.«

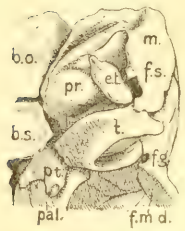
Entwicklung der Bulla.

Ungeachtet der relativ geringen Ausbuchtung der Bulla nach hinten, des Fehlens eines Septum und der Übereinstimmung, welche auch ferner mit den *Arctoidea* besteht, wird doch die Bulla der *Phocidae*, wenigstens in einzelnen Fällen, zum Teil durch eine selbständige Verknöcherung gebildet. Winge (1895[a], S. 60) spricht von einer »Andeutung eines Os bullae«, welche vorkommen kann bei *Arctoidea* (wozu er auch die *Pinnipedia* rechnet) »in der Gestalt eines eignen Verknöcherungspunktes im hinteren Teile der Außenwand der Paukenhöhle«, aber keine große Selbständigkeit erlangt und vollständig mit dem Tympanicum verschmilzt. Wahrscheinlich hat er hiermit die *Pinnipedia* gemeint.

Bei einem Schädel eines Fötus von *Cystophora cristata* Erxleb. aus dem Museum zu Kopenhagen (Fig. 57), auf welchen Dr. Winge so freundlich war mich aufmerksam zu machen, hat das Tympanicum noch die Gestalt eines breiten Annulus mit einer fast vertikalen und transversalen Lage; das Trommelfell hat demnach einen auffällig großen Deklinationswinkel; es ist dem lateralen Rande des Annulus näher als dem medialen befestigt, so daß nur eine kurze Anlage eines äußeren Gehörganges besteht und der größte Teil des Ringes die Paukenhöhle begrenzen hilft. Es macht den Eindruck, als sei das Tympanicum weit nach vorn verschoben: es liegt in der Höhe der vorderen Hälfte des Basisphenoid und ist schon in

Berührung mit Pterygoid und Palatinum (s. S. 539). Diese nach vorn gerichtete Verschiebung ist vielleicht eine Folge der starken Entwicklung des Mastoid; da dies besonders Einfluß ausüben muß auf den hinteren Schenkel des Annulus, kann hierdurch zugleich die ungewöhnliche Lage dieses letzteren und des Trommelfells erklärt werden. Infolge des großen Deklinationswinkels ist die Paukenhöhle schon sehr weit und wird demnach nur ein kleiner Teil ihrer Wand durch das Tympanicum gebildet. Der größte, hinter dem Tympanicum gelegene Teil ist durch ein vertrocknetes Häutchen bedeckt, welches sich zwischen Tympanicum und Petrosum erstreckt; ob es, was wahrscheinlich ist, aus Knorpel besteht, habe ich nicht untersucht. In dieser Membran befindet sich nun eine lose, lamellenförmige Verknöcherung, deren richtige Lage jedoch nicht mehr zu entscheiden ist, da nach Mitteilung von Dr. Winge bei der Eintrocknung Verschiebung stattgefunden hat. Diese Verknöcherung ist nur als ein Entotympanicum aufzufassen.

Fig. 57.



Cystophora cristata Erxl., Fötus, Ventralansicht. Das Exoccipitale fehlt. *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *et.* Entotympanicum; *f.g.* For. postglenoideum; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *pal.* Palatinum; *pr.* Promontorium; *pt.* Pterygoid; *t.* Tympanicum.

Bei älteren Schädeln derselben Art verläuft über die Außenseite der Bulla eine deutliche Rinne, welche wahrscheinlich die Grenze zwischen den beiden Bestandteilen angibt. Sie verläuft vom Orificium tubae aus über die Bulla nach außen und etwas nach hinten, um ungefähr beim For. stylomastoideum zu enden; hieraus geht hervor, daß das Entotympanicum den größten Teil der Bullawand bildet, während das Tympanicum sich zwar zu einem äußeren Gehörgange verlängert, aber zur Begrenzung der Paukenhöhle relativ wenig mehr beiträgt als es schon beim Embryo der Fall war. Der Can. caroticus wird ganz durch das Entotympanicum gebildet.

Daß ein ähnlicher Zustand auch bei den übrigen *Phocidae* vorkommt ist wahrscheinlich, um so mehr als eine Andeutung der bei *Cystophora* existierenden Rinne oft, besonders bei jungen Schädeln, besteht; so deutlich wie bei *Cystophora* finde ich sie jedoch nirgend.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis verläuft unbedeckt durch die Paukenhöhle (Denker). Das For. stylomastoideum liegt zwischen Bulla und Mastoid. Vor ihm ist bei jungen Schädeln zuweilen ein ziemlich großes, ge-

bogenes Tympanohyale sichtbar, in einem Grübchen der Bulla eingesunken; bald verwächst es mit der letzteren und scheint dann ganz durch sie eingeschlossen zu sein.

Otariidae.

Bulla ossea.

Die Bulla der *Otariidae* stimmt noch mehr als die der *Phocidae* mit dem Typus der *Arctoidea* überein und zwar mehr speziell mit *Ursus*. Sie ist demnach im Gegensatze zu den *Phocidae* nicht groß und wenig aufgebläht und hat eine mehr oder weniger rauhe Oberfläche. Übrigens hat sie, bei *Eumetopias jubata* Schreb. (*stelleri* Lesson) wenigstens, eine ungefähr dreieckige Gestalt und hat ihre größte Höhe längs einer Linie, welche dicht am inneren Rande und parallel damit verläuft und gebildet wird durch einen unregelmäßigen, breiten Kamm, der hinten in einen komprimierten Fortsatz übergeht. Die *Otariidae* weisen natürlich unter sich Unterschiede auf, aber nach W. Turners Angaben (1888) stimmen sie doch in der Hauptsache alle mit *E. jubata* überein. Bei jüngeren Schädeln ist die Bulla gleichmäßig abgerundet und der Kamm noch nicht entwickelt.

Ein zylindrischer Teil des Gehörganges, welcher bei *Ursus* und *Phocidae* die dreieckige Bulla nach außen verlängert, fehlt (bei *Eumetopias*) aber die laterale Spitze des Dreiecks bildet selbst die außerordentlich dicke untere Wand des Gehörganges, welcher nach oben durch das Squamosum geschlossen wird; die untere Wand erreicht den Außenrand der Superficies meatus nicht, so daß diese mit dem Proc. postglenoideus nach vorn und dem Proc. posttympanicus nach hinten eine ventralwärts nicht geschlossene Verlängerung des Gehörganges bildet; dies erwähnt auch Mivart (1885[b]) für die *Otariidae* im allgemeinen.

Die Bulla ist bei älteren Schädeln verwachsen mit dem Mastoid. Dieses bildet einen starken Proc. mastoideus (bei den verschiedenen Arten in verschiedenem Maße entwickelt), von welchem jedoch der vordere Teil wahrscheinlich besteht aus dem mit ihm verwachsenen Proc. posttympanicus; bei jungen Schädeln (von *Otaria byronia* s. *jubata*) wenigstens ist dieser Fortsatz noch getrennt und bildet die Hinterwand des äußeren Gehörganges, was später scheinbar der Proc. mastoideus tut. Ein gesonderter Proc. paroccipitalis besteht nicht; doch ist er, wie aus Mivarts Beschreibung folgt, wohl vorhanden, aber ebenfalls in den Proc. mastoideus aufgegangen (bei jungen Schädeln von *Otaria*

byronia fehlt er jedoch unzweifelhaft). Von ihrer gemeinsamen Grenze ab ragen (bei *E. jubata* wenigstens) sowohl Bulla wie Proc. mastoideus stark hervor, so daß zwischen beiden eine tiefe Rinne entsteht. Aus diesem Grunde findet man oft (so z. B. bei H. N. Turner, 1848, J. A. Allen, 1880) als Kennzeichen der *Otariidae* angegeben, daß bei ihnen das Mastoid von der Bulla getrennt sei, als Abweichung von den *Phocidae*, wo dies nicht der Fall ist. Dieser Unterschied ist aber von sehr untergeordneter Bedeutung.

Das Petrosum ragt nicht hinter der Bulla hervor und das For. lacerum post. ist demzufolge weit. Mit ihrem inneren Rande legt die Bulla sich ganz an das Basioccipitale und wahrscheinlich nicht oder nur kaum an das Basisphenoid. Das For. lacerum anterius ist nicht bedeckt. Das Orificium tubae liegt zwischen Bulla und Alisphenoid. Der Vorderrand der Bulla ist ziemlich unregelmäßig und mit dem Proc. postglenoideus verwachsen.

Wie H. N. Turner bemerkt, stimmen die *Otariidae* auch in den Eigenschaften des Canalis caroticus mehr mit *Ursus* überein als die *Phocidae*. Der Kanal (s. das Schema von *Ursus*, Fig. 52) ist auch hier sehr weit und fängt ganz hinten an der Bulla an, in der vorderen Wand des For. lacerum post. (bei *Arctocephalus gazella* Peters und *australis* Zimm. jedoch nach W. Turner, 1888, von diesem getrennt). Er verläuft ungefähr gerade nach vorn. Bei einem Pullus von *Otaria byronia* Blainv. finde ich ihn noch in der Gestalt eines tiefen Sulcus; bald jedoch wird er durch die innere Wand der Bulla ganz eingeschlossen. Er endet vorn mit einer Öffnung, welche medial vom Orific. tubae sichtbar ist und gleich unter dem For. lacerum ant. liegt. Aus den Schemata (Fig. 52 und 56) ist ersichtlich, daß ein wesentlicher Unterschied mit den *Phocidae* nicht besteht: von *Cystophora* weichen die *Otariidae* nur dadurch ab, daß das For. caroticum anterius äußerlich sichtbar ist infolge der geringeren Aufblähung der Bulla.

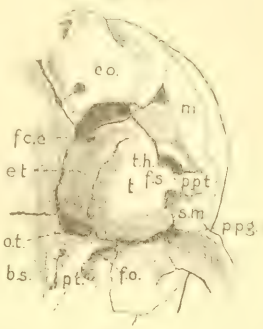
Die Höhle der Bulla.

Eine ausführlichere Beschreibung der Paukenhöhle der *Otariidae* ist mir nicht bekannt, aber unzweifelhaft weicht sie wenig ab von der von *Ursus*. Der Recessus epitympanicus ist (bei *Arctocephalus ursinus* und *Otaria byronia*) kleiner als bei den *Phocidae* (Hyrtl, 1845) in Übereinstimmung damit, daß der Incus keine abnormale Größe hat.

Entwicklung der Bulla.

Bei einem Pullus von *Otaria byronia* (aus dem Museum zu Kopenhagen) finde ich die Bulla durch eine deutliche Naht in zwei Teile geteilt (Fig. 58). Diese Naht läuft vom Orificium tubae nach hinten und etwas nach außen und endet etwas hinter dem Foramen stylomastoideum. An ihren beiden Enden jedoch erreicht sie die Ränder der Bulla nicht; deren beide Bestandteile sind demnach an diesen zwei Stellen miteinander verwachsen. Die Naht ist wohl ohne Zweifel die Grenze zwischen Tympanicum und Entotympanicum. Schon bei einem wenig älteren Schädel derselben Species ist sie ganz verschwunden.

Fig. 58.



Otaria byronia Blainv., Pullusschädel, Ventralansicht. *b.s.* Basisphenoid; *e.o.* Exoccipitale; *e.t.* Entotympanicum; *f.c.e.* For. carot. post.; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *o.t.* Orificium tubae; *p.p.g.* Proc. postglenoideus; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pt.* Pterygoid; *s.m.* Superficies meatus; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

Auch bei den *Otariidae* entsteht demnach die Bulla aus denselben zwei Bestandteilen wie bei *Cystophora*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das For. stylomastoideum liegt zwischen Tympanicum und Mastoid. Bei einem Pullusschädel von *Otaria byronia* (Fig. 58) ist ein dünnes Tympanohyale sichtbar, welches nach innen vom For. stylomastoideum in einer mit demselben zusammenhangenden Grube der Bulla liegt. Später ist es ganz mit der Bulla verwachsen; seine Spitze ist dann getrennt vom For. stylomastoideum und wie bei den *Mustelidae* nach hinten davon verschoben, wo sie in der zwischen Bulla und Mastoid gelegenen Einsenkung sichtbar ist.

Trichechidae.

Bulla ossea.

Trichechus hat große Ähnlichkeit mit den *Otariidae*, so daß ich mich in der Hauptsache darauf beschränken kann, die Unterschiede zu nennen. Die Bulla ist niedrig (nach Allen, 1880, bei *T. rosmarus* L. mehr aufgebläht und größer als bei *T. obesus* Illig.) und hat eine dreieckige Gestalt. Ihre Oberfläche ist rauh, aber der Längskamm und der Fortsatz von *Eumetopias* fehlen. Der äußere

Gehörgang stimmt in Gestalt und Lage ganz mit *Eumetopias* überein.

Der starke, mit der Bulla verwachsene »Proc. mastoideus« hat auch hier wahrscheinlich einen Proc. posttympanicus und gewiß einen Proc. paroccipitalis in sich aufgenommen; der letztere ist zuweilen noch bei erwachsenen Schädeln dem Proc. mastoideus von hinten angelagert, ohne mit ihm zu verwachsen. Bei weitem der größte Teil des Fortsatzes wird jedoch durch das Mastoid gebildet. Er ist sehr groß und nach unten gerichtet. Außer durch das For. stylomastoideum wird er nur durch eine untiefe Rinne von der Bulla getrennt; dieser Unterschied mit den *Otariidae* wird außer durch das Fehlen des Kammes auf der Bulla namentlich dadurch verursacht, daß der Proc. mastoideus hauptsächlich den vorderen Teil des Mastoid einnimmt, während dessen hinterer Teil niedrig bleibt und nicht viel unter der Bulla hervorragt.

Die starke Entwicklung des Proc. mastoideus bringt Winge (1895[a]) in Zusammenhang mit der Größe der Canini (analog mit *Macharodus*, s. S. 502): »Unter der Arbeit der Bewegung des Kopfes mit den schweren Eckzähnen wachsen die Halsmuskeln; diejenigen, welche sich an den Proc. mastoideus heften, lassen ihn zu einem starken Fortsatze auswachsen, welcher sich unter dem äußeren Gehörgange erstreckt« (l. c., S. 73). Ein Bedenken gegen diese Erklärung ist wohl, daß bei den *Otariidae* der Fortsatz fast ebenso stark sein kann als bei *Trichechus*.

Das Petrosum ist hinter der Bulla nur eben sichtbar. Die Innenwand der letzteren liegt dem Basioccipitale an und kaum dem Basisphenoid. For. lacerum ant., Orificium tubae und vordere Wand der Bulla verhalten sich wie bei den *Otariidae*.

Der Carotiskanal ist sehr weit. Das For. caroticum post. liegt hinten in der Bulla, aber vor dem For. jugulare und frei von ihm. Ferner stimmen Verlauf und Lage des Kanals mit den *Otariidae* überein.

Die Höhle der Bulla.

Die Paukenhöhle beschrieb Denker (1899). Sie ist nicht geteilt. Die hintere Wand der eigentlichen Paukenhöhle sollte gebildet werden durch die »Pars mastoidea, die sich von hinten zwischen das Os petrosum und das Os tympanicum vorschiebt«. Das Trommelfell liegt fast vollkommen sagittal.

Die knöcherne Tuba wird durch Denker beschrieben als ein

von außen nach innen plattgedrückter, fast spaltförmiger Kanal: »Die mediale Wand und das hintere Drittel der lateralen Wand gehört dem Os tympanicum an; die vorderen zwei Drittel der äußeren Tubenwand hingegen werden gebildet durch einen Fortsatz des Keilbeins, das sich von vorn zwischen das Os squamosum und das Os tympanicum hineinschiebt und mit dem ersteren durch eine Sutur verbunden ist.« Eine untere Wand wird nicht genannt und fehlt wahrscheinlich wie bei den *Phocidae*.

Der Recessus epitympanicus ist trotz der Größe des Incus kleiner als bei *Phoca*.

Entwicklung der Bulla.

Bei einem Pullus (Museum Kopenhagen) ist der äußere Gehörgang noch kurz, die Gehöröffnung dadurch weiter und die Bulla mehr viereckig als im erwachsenen Zustande. Ferner ist eine sehr deutliche Grenze sichtbar zwischen zwei Teilen, die in Lage mit Tympanicum und Entotympanicum übereinstimmen, aber schon miteinander verwachsen sind. Nach Analogie mit *Cystophora* ist man demnach berechtigt, auch hier einen doppelten Ursprung der Bulla anzunehmen. Die Richtung der Grenzlinie ist ungefähr wie bei *Otaria*, also von der Tubaöffnung nach hinten und nur wenig nach außen, wo sie etwas hinter der für das Tympanohyale bestimmten Vagina endet. Der Can. caroticus liegt im entotympanalen Teil.

Selbst bei schon erwachsenen Schädeln ist noch eine Grenze sichtbar in der Gestalt einer unregelmäßigen Rinne, welche wahrscheinlich mit der des jungen Tieres übereinstimmt. Sie hat dann jedoch eine Verschiebung erlitten und läuft nun in fast transversaler Richtung von der Tuba bis etwas hinter das For. stylomastoideum.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis verläuft nach Denker durch die Paukenhöhle in einer Rinne und dann, nach unten umbiegend, durch die letzte Abteilung des Canalis Fallopii, welche durch Mastoid, Tympanicum und wahrscheinlich auch durch das Tympanohyale gebildet wird. Das For. stylomastoideum ist gelegen am vorderen Ende der schon oben genannten schmalen Rinne zwischen Bulla und Mastoid.

Hinten an dieser Rinne ist eine zweite Öffnung, wahrscheinlich für den Zungenbeinbogen bestimmt. Das Tympanohyale ist bei erwachsenen Schädeln nicht deutlich sichtbar, wohl aber bei dem

Schädel eines Pullus, wo es als ein dünner Stab zwischen Tympanicum und Mastoid liegt in einer kleinen, durch den erstgenannten Knochen gebildeten Vagina: es hat hier schon dieselbe Lage bezüglich des For. stylomastoideum wie später, wiewohl weniger vollständig davon getrennt infolgedessen, daß Bulla und Mastoid noch nicht verwachsen sind und die spätere Rinne noch ein offener Spalt ist.

Zusammenfassung.

Gestalt und Zusammensetzung der Tympanalgegend der *Carnivoren* erwiesen sich von großer Wichtigkeit für die Systematik; der erste, der davon Gebrauch machte, war H. N. Turner (1848); später folgten ihm namentlich Flower (1869[a]), Mivart (1882[a], 1885[a]) und Winge (1895[a]) hierin.

An der Zusammensetzung der stets gut entwickelten Bulla haben sich ursprünglich ein Tympanicum und ein knorpelig präformiertes Entotympanicum beteiligt. Wie diese Knochen sich beim Stammvater der *Carnivoren* verhielten, ist nur zu vermuten, da von der Paukenhöhle der *Creodonten* so gut wie nichts bekannt ist. Winge (1895[a], S. 43) nennt unter den Merkmalen, welche er denjenigen *Insectivoren* zuschreibt, von welchen die *Carnivoren* abstammten, »ein ringförmiges Tympanicum und eine Paukenhöhle, die übrigens nach außen nur durch Membran verschlossen war«. Es kommt mir jedoch wahrscheinlich vor, daß schon bei den ältesten *Carnivoren* ein Zustand bestand, welcher nicht viel abwich von dem, welchen wir jetzt noch bei *Paradoxurus* antreffen. Das Tympanicum bleibt hier schmal und bildet nach außen nur einen Recessus meatus, nach innen einen Teil der Paukenhöhlenwand, welche weiter durch ein knöchernes Entotympanicum verschlossen wird. Die Art der Entstehung dieses letzteren Knochens ist bis jetzt, besonders durch Flowers und Wińczas Untersuchungen, nur bei *Felis* genauer bekannt, aber man darf wohl annehmen, daß er in den verschiedenen Fällen, wo er angetroffen wird, in derselben Weise gebildet wird. Allererst entsteht dann zwischen dem noch schmalen Tympanicum und dem Petrosum ein hyalin-knorpeliger Streifen; während der weiteren Entwicklung wird dieser stark verbreitert und nach der Paukenhöhle zu konkav und bildet somit eine hohle Blase, welche die Paukenhöhle vergrößert. Indem diese Aufblähung des Knorpels, welcher schon von Anfang an in der Nähe des hinteren Endes des Tympanicum liegt (Wińcza), großenteils nach hinten zu stattfindet, kommt das Entotympanicum nach hinten und innen vom

Tympanicum zu liegen. Inzwischen verbreitert sich auch dies letztere und die Wand der Paukenhöhle besteht nun aus zwei Teilen. Dem entspricht auch eine Verteilung der Höhle selbst, indem der innere Rand des Tympanicum und der äußere des Entotympanicum sich nach innen umbiegen und sich an das Petrosum anlegen; dadurch bilden sie zusammen ein Septum, welches nur hinten eine enge Kommunikation zwischen beiden Abteilungen der Paukenhöhle offen läßt. Das Ost. tympanicum tubae liegt der Regel gemäß zwischen den beiden Bestandteilen der Bulla.

Bei *Nandinia* (welche besonders aus diesem Grunde mit einigen fossilen Genera, wo der Zustand wahrscheinlich derselbe war, durch Winge zu einer besonderen Familie, den *Amphictidae*, vereinigt wird) bleibt das Entotympanicum während des ganzen Lebens knorpelig. Da es mir im Hinblick auf die weite Verbreitung eines knöchernen Entotympanicum, z. B. auch bei den *Insectivoren*, wahrscheinlich scheint, daß auch die Voreltern der *Carnivoren* im Besitz eines solchen waren, betrachte ich den Zustand von *Nandinia* nicht als primitiv, sondern lieber als ein sekundäres Stehenbleiben auf einem jüngeren ontogenetischen Stadium. In andrer Hinsicht scheint jedoch die Bulla von *Nandinia* wohl primitiv zu sein, nämlich darin, daß der entotympanale Teil verhältnismäßig klein ist und daß das Septum fehlt.

Der Stammvater der *Carnivoren* besaß demnach wahrscheinlich eine Bulla wie die von *Nandinia*, aber mit verknöchertem Entotympanicum. Daß dies letztere von Anfang an aufgebläht gewesen ist und nicht erst lamellenförmig wie bei den *Xenarthra*, meine ich daraus schließen zu können, daß ein aufgeblähtes Entotympanicum schon bei *Insectivoren* (*Tupaja*) vorhanden ist. In der Tat bestehen einige Andeutungen für das Bestehen eines solchen Zustandes bei *Creodonten*.

Ein Entotympanicum kommt bei allen *Herpestoidea* vor. Außer bei *Paradoxurus*-Arten und bei *Cynogale* verschmilzt es immer frühzeitig mit dem Tympanicum, so daß im erwachsenen Zustande oft nur aus dem Vorhandensein des Septum der doppelte Ursprung der Bulla gefolgert werden kann. Übrigens stimmen in Gestalt und Lage der beiden Teile alle zu der Unterfamilie der *Viverrinae* gehörenden Genera (einschl. *Eupleres*, aber natürlich mit Ausnahme von *Nandinia* in der Hauptsache mit *Paradoxurus* überein. *Arctictis* und *Cryptoprocta* zeigen schon einen Übergang zu den *Felidae*, welche von den *Viverrinae* abgeleitet werden können durch

noch stärkere Aufblähung des Entotympanicum, wobei es sich hauptsächlich in der Richtung nach vorn, nach innen von der durch das Tympanicum gebildeten Abteilung der Paukenhöhle ausgedehnt hat. Anderseits kann man die Bulla der *Herpestinae* entstanden denken durch den gänzlichen Verlust der nach vorn gerichteten Ausbreitung der entotympanalen Kammer, so daß diese nun ganz hinter der tympanalen zu liegen kommt und das Septum also ein vollkommen transversales wird. Hiermit sind auch Änderungen der vorderen Abteilung verbunden: diese ist durch Aufblähung des Tympanicum vergrößert und das Ost. tymp. tubae wird nicht mehr durch das Entotympanicum begrenzt; außerdem ist der äußere Gehörgang verlängert.

Während *Proteles* in der Hauptsache mit den *Herpestinae* übereinstimmt, ist *Hyaena* in dieser Richtung noch weiter fortgeschritten: der äußere Gehörgang ist noch mehr verlängert und das Tympanicum und damit die vordere Abteilung der Paukenhöhle hat sich noch mehr vergrößert auf Kosten der andern, welche zu einem kleinen Raume reduziert ist.

Bei keinem der übrigen *Fissipedia* (*Cynoidea* und *Arctoidea*) ist eine selbständige Verknöcherung der Bulla bekannt. Da jedoch, wenigstens bei *Canis*, noch Knorpel in der Anlage der Bulla angetroffen wird, ist dieser Zustand unzweifelhaft ein sekundärer; die Verknöcherung des Knorpels geht nun vom Tympanicum aus (vgl. S. 365 f.). Bei den tertiären Vorläufern der *Canidae* (*Daphaenus*, *Cynodictis*) erinnerte der Zustand noch mehr an die *Herpestoidea*.

Bei den *Cynoidea* und *Arctoidea* ist zuweilen ein Septum vorhanden, welches an das der *Herpestoidea* denken läßt (*Canis*, besonders *C. jubatus*; *Helictis*), aber die Art der Entstehung ist hier eine ganz andre (s. S. 524). Der äußere Gehörgang ist bei diesen Gruppen gewöhnlich gut entwickelt.

Viel deutlicher ist das Entotympanicum wieder bei den *Pinnipedia*, wiewohl diese im erwachsenen Zustande der Bulla große Übereinstimmung mit den *Arctoidea* haben. Mit Sicherheit ist der Knochen nur bei *Cystophora* vorhanden, aber auch bei andern sind Andeutungen von ihm zu finden und vermutlich ist er allgemein verbreitet. Er bildet einen beträchtlichen Teil der Bulla. Ein Septum kommt hier nicht vor.

Aus dem Vorkommen eines Entotympanicum bei den *Pinnipedia* (wovon jedoch die knorpelige Anlage noch nicht nachgewiesen ist) folgt, daß man es auch für die gemeinschaftlichen Voreltern der recenten *Arctoidea* und *Pinnipedia* annehmen muß und wird es selbst

wahrscheinlich, daß man bei den erstgenannten noch Reste davon finden wird; hierfür spricht auch die große Übereinstimmung, welche im allgemeinen in der Gestalt der Bulla beider Gruppen besteht.

Einer näheren Betrachtung dieser Ähnlichkeit zwischen *Arctoidea* und *Pinnipedia* müssen einige allgemeine Bemerkungen vorangehen über Gestalt und Größe der Bulla bei den *Carnivoren* und über den Einfluß, welchen sie auf die Umgebung ausübt. Wie schon oben bemerkt, ist das Entotympanicum und demnach auch die Bulla der *Herpestoidea* hauptsächlich nach hinten hin ausgedehnt. Dadurch hat sie das Mastoid und den Proc. paroccipitalis mehr oder weniger abgeplattet, so daß diese sich plattenförmig über die äußere bzw. hintere Wand der Bulla ausbreiten. Wie oft ist auch hier unter verwandten Arten die Bulla in der Regel bei den kleineren relativ stärker aufgebläht als bei größeren und damit sind Unterschiede verbunden in der Stärke der Umformung, welche sie das Mastoid und den Proc. paroccipitalis erleiden läßt; so ragen z. B. bei den größeren *Felis*-Arten beide noch etwas frei von der Bulla hervor, während sie bei den kleineren fast ganz darüber ausgebreitet sind. Bei den *Felidae* bekommt die Bulla außerdem eine nach vorn gerichtete Ausdehnung (s. oben) und bedeckt dadurch das Foramen lacerum anterius. Hiermit zusammen geht eine Reduktion der Carotis interna und also auch des Can. caroticus, welcher bei allen *Carnivoren* als eine Rinne oder Kanal erscheint, gebildet durch die mediale Wand der Bulla, sei es, daß diese zum Entotympanicum, sei es, daß sie zum Tympanicum gehört.

Bei den übrigen *Fissipedia* ist nun infolge des Rückganges des Entotympanicum die Bulla in der Regel weniger nach hinten verlängert und sind also Proc. paroccipitalis und Mastoid nicht durch sie verändert. Von der Gestalt dieser beiden Teile kann also für die Systematik der *Carnivoren* Gebrauch gemacht werden und ist dies denn auch durch H. N. Turner getan. Ein vollkommen zuverlässiges Kennzeichen ist es jedoch nicht, da die Unterschiede nur durch den größeren oder kleineren Grad der Aufblähung der Bulla verursacht werden, so daß bei einigen *Mustelidae* (*Putorius*), wo die Bulla nicht weniger nach hinten verlängert ist als bei den *Herpestoidea*, auch Proc. paroccipitalis und Mastoid im selben Sinne modifiziert sind wie bei diesen letzteren, während umgekehrt ihre Abplattung fast ganz fehlt bei *Nandinia*, wo die Bulla klein ist.

Daß neben der Körpergröße noch andre Umstände Einfluß haben auf die Größe der Bulla, ist besonders deutlich bei den *Ca-*

nidae, wo die langohrigen Arten, namentlich *Canis zerda*, sich oft auch durch eine große Bulla unterscheiden. Was die *Arctoidea* anbelangt, kennzeichnet sich das Genus *Ursus* zwar durch eine sehr stark abgeplattete Bulla, aber übrigens ist hier aus der Körpergröße keine allgemeine Regel für die Gestalt der Bulla zu entnehmen: die *Procyonidae* haben im allgemeinen eine hohe, aber kurze, die *Mustelidae* eine niedrige, lange Bulla. Die Faktoren, welche hierbei, was die *Mustelidae* anbelangt, vielleicht im Spiele sind, habe ich auf S. 533 auseinander gesetzt. Ferner kennzeichnen sich die *Mustelidae* oft durch eine mehr oder weniger zellige Paukenhöhle, entstanden durch starke Entwicklung von und Anastomosen zwischen den auch bei andern *Carnivoren* zuweilen vorkommenden radiären Septen.

Von den *Pinnipedia* nimmt man gewöhnlich an, daß sie von *Ursidae* abstammen oder wenigstens gemeinschaftlich mit den *Ursidae* von denselben Voreltern. Mivart dagegen nimmt einen doppelten Ursprung an: die *Otariidae* leitet er von *Ursidae*, die *Phocidae* von *Mustelidae* ab. Hiermit ist in Übereinstimmung, daß die Bulla der *Otariidae* in Gestalt sehr der von *Ursus* ähnlich ist, während die der *Phocidae* davon durch ihre starke Aufblähung abweicht, und eher von der der *Mustelidae* und *Procyonidae* abzuleiten ist. Faßt man jedoch die großen Unterschiede in der Gestalt der Bulla, welche man oft bei nahverwandten Arten (namentlich auch unter den *Arctoidea*) antrifft, ins Auge, so scheint es mir, daß aus diesen Eigenschaften kein Beweis für Mivarts Auffassung geschöpft werden kann. Dazu kommt, daß es auch unter den *Mustelidae* vorkommen kann, daß die Bulla große Ähnlichkeit mit der der *Otariidae* hat und im besonderen bei *Enhydra lutris* ist dies der Fall; hier ist selbst die Übereinstimmung noch stärker als bei *Ursus* durch die Weite des Canalis caroticus, worin *Enhydra* von allen andern *Arctoidea* abweicht, aber mit den *Pinnipedia* übereinstimmt.

Ein verhältnismäßig kleines Tympanohyale ist stets vorhanden. Oft liegt es in einer kleinen Rinne der Bulla, welche jedoch nie die Tiefe der Vagina der meisten *Ungulaten* erreicht.

X. Rodentia.

Die *Rodentia* bilden, was die Wand der Paukenhöhle anbelangt, eine sehr homogene Gruppe, so daß es nicht notwendig erscheint, die Familien jede für sich zu besprechen, um so weniger, als oft dieselbe Eigenschaft vereinzelt bei einzelnen Genera verschiedener

Familien auftritt, ohne sich an der systematischen Verwandtschaft zu stören. Ich werde demnach die ganze Ordnung zusammenfassend behandeln.

Bulla ossea.

Das Tympanicum bildet immer eine Bulla und einen äußeren Gehörgang (Fig. 59); ein Entotympanicum scheint zu fehlen und auch andre Bestandteile beteiligen sich nicht an der Bildung der Bulla.

Die glattwandige Bulla legt sich mit ihrem mehr oder weniger nach innen umgebogenen inneren Rand an das Petrosum, womit sie in der Regel verwachsen ist (nicht z. B. bei *Lepus*, *Pedetes*, die meisten oder vielleicht alle *Muridae*; bei *Castor fiber* findet die Verwachsung nur mit dem Tegmen tympani statt, wie auch Huxley, 1864, angibt). Wenn dies nicht der Fall ist, kann das Tympanicum noch mit der Pars mastoidea verschmolzen sein; zuweilen findet jedoch auch dieses nicht statt (z. B. bei *Lepus*), so daß im Widerspruch mit dem, was man gewöhnlich angegeben findet, nicht immer ein »Petrotympanicum« angetroffen wird.

Fig. 59.

Verschiedene *Rodentia*. Frontalschnitte, A. *Mus*, B. *Lepus*, C. *Pedetes*. *c.c.* Can. caroticus; *i.p.* Interparietale.

Die Größe der Bulla ist sehr verschieden. Sehr klein ist sie z. B. bei einigen *Muridae Hydromys* nach Brandt, 1855; *Phlaeomys cumingi* Waterh.: hier bildet das Tympanicum nur einen wenig verbreiterten Halbring, welcher besonders bei *Phlaeomys* in transversaler Richtung fast flach ist. In allen andern Fällen ist die Bulla stärker aufgebläht, meistens ist sie selbst sehr groß, so z. B. besonders bei *Dipus* und nach Angaben von Tullberg (1899) bei einigen *Heteromyidae*, *Chinchilla laniger*, *Abrocoma bennetti*, *Ctenodactylus gundi*. Sie ist dabei halbkugelförmig oder überlängs verlängert, zuweilen (*Bathyergus*, *Georychus*, *Dipus*) deutlich nach vorn verengt und dadurch mehr oder weniger birnenförmig.

Meistenteils ist die Bulla außerdem nach vorn verlängert in einen deutlicheren oder undeutlicheren, aber immer kurzen und

massiven Fortsatz, welcher in der Nähe des Orificium tubae liegt und demnach vielleicht zu vergleichen ist mit dem Proc. styliformis der *Ungulaten*. Jedoch liegt er immer mehr nach innen, nicht frei hervorragend, sondern der Schädelbasis angelagert, demnach mehr in Übereinstimmung mit der nach vorn gerichteten Verlängerung der Bulla einiger *Carnivoren*.

Über die Begrenzung der Bulla läßt sich folgendes bemerken. Nach hinten grenzt ihre äußere Wand an das Mastoid; ein Proc. mastoideus fehlt ganz (meiste *Hystricomorpha* und *Muridae*) oder ist mehr oder weniger entwickelt und legt sich dann der Bulla an (*Lepus*, *Pedetes*, *Sciuridae*, *Dipus*), oder ragt frei hervor (wie bei *Castor fiber*, wo er sehr groß ist). Das Exoccipitale hat immer einen kürzeren oder längeren Proc. paroccipitalis, dessen Basis den hinteren Rand der Bulla berührt: zuweilen legt sich der Fortsatz auch über eine größere Länge gegen die Bulla an (am deutlichsten bei *Lepus*). Dann folgt mehr nach innen das For. lacerum posterius und sodann das Basioccipitale. Wie zu erwarten war, bleiben die wenig aufgeblähten Bullae von *Phlaeomys* und *Cricetomys* durch einen schmalen Zwischenraum von Mastoid, Exoccipitale und Basioccipitale getrennt, und ist dadurch an dieser Stelle das Petrosum äußerlich sichtbar. Das Basisphenoid wird zuweilen eben erreicht durch den Proc. styliformis (*Sciurus*, *Myocastor*, *Cavia*, deutlicher bei *Castor*). Wenn die Bullae groß sind, werden Basioccipitale und Basisphenoid dadurch zusammengedrückt und verengt; so sind bei *Dipus* diese beiden Knochen sehr schmal geworden und selbst berühren (bei *D. jaculus* L.) sich die Bullae mittels ihrer Proc. styliformes unter der Schädelbasis; dasselbe geschieht auch bei *Dipodomys* und einigen Arten von *Perognathus* unter den *Heteromyidae* (Coues, 1877; Merriam, 1899).

Eine Eigentümlichkeit vieler Nagetiere ist, daß der Hamulus pterygoideus durch eine Knochenbrücke mit der Bulla kurz hinter und unter dem Proc. styliformis vereinigt ist; mit der systematischen Einteilung stimmt dieses Merkmal ebensowenig überein wie die andern: es kommt z. B. vor bei *Pteromys petaurista*, *Castor fiber*, *Cricetus cricetus*, *Fiber zibethicus*, *Bathyergus maritimus*, *Hystrix cristata*, *Lagostomus trichodactylus*. Vermutlich ist die Brücke in andern Fällen nur als Ligament vertreten.

Das For. lacerum anterius ist mit dem Foramen ovale vereinigt oder nicht und kann ganz oder fast ganz bedeckt werden durch die Bulla, welche sich dann an der Begrenzung der Hirnhöhle beteiligt;

dies ist namentlich deutlich bei vielen *Myomorpha* (wie *Mus decumanus*, *Spalax typhlus*, *Dipus jaculus*), aber kommt auch bei andern vor. Der unbedeckte Teil des For. lacerum ist sehr verschieden in Größe (besonders bei *Hystricomorphen* oft sehr groß) und trennt die Bulla zuweilen vollständig vom Alisphenoid.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang besteht meistenteils aus einem Recessus und einem zylindrischen Teile.

Der Recessus, dessen Wand noch einen Teil der Bulla bildet, ist stets vorhanden. Innerlich kann diese Wand nur durch den Sulcus tympanicus mit seinem Margo sulci von der Wand der Paukenhöhle getrennt sein, aber in andern Fällen ragt er infolge der größeren Aushöhlung der Bulla innerhalb der Paukenhöhle hervor; das erste finde ich z. B. bei *Sciurus*, *Phlaeomys*, *Spalax* und *Dipus* (bei welchen beiden letzteren die Bulla zwar groß ist, aber nicht besonders hoch), das letzte in geringerem Maße bei *Lepus* und *Pedetes* (Fig. 59), stärker bei *Hystricidae*, *Caviidae* und besonders bei *Castor*. Stets ist die Lage des Trommelfells vertikal oder fast vertikal.

Ein zylindrischer Teil des Gehörganges fehlt selten ganz, wie bei vielen *Muridae* (*Phlaeomys*, *Cricetomys*, *Cricetus*), *Spalax*, *Octodon degus*, *Sciuropterus volucella*; in den allermeisten Fällen ist er jedoch kurz oder kaum vom Recessus zu unterscheiden. Seine untere Wand ist dann horizontal (wie bei den *Hystricomorphen*) oder schräg aufwärts gerichtet (z. B. bei den *Sciuridae*). Nur selten ist die Röhre länger und deutlich und dann oft fast vertikal nach oben und nur etwas nach außen und hinten gerichtet; dies ist z. B. der Fall bei *Lepus* (bei *Ochotona* dagegen ist sie nach Brandt sehr kurz), *Pedetes* (Fig. 59), *Castor*, etwas weniger nach oben gerichtet bei *Lagostomus*; bei *Aplodontia* und den *Geomyidae* ist sie nach Beschreibungen und Abbildungen von Merriam (1885, 1895) u. a. zu urteilen, nach außen und vorn und nur wenig nach oben gerichtet, und sehr lang, so daß sie mit ihrer Spitze aus dem Schädel hervorragt. Dies letztere ist auch der Fall mit dem noch längeren Gehörgange von *Castor*, wo jedoch nur diese Spitze ein wenig nach außen und vorn umgebogen ist; außerdem unterscheidet sich der Gehörgang dieses Genus durch den Besitz einer vertikalen Leiste, welche längs ihrer unteren Wand verläuft, proximalwärts allmählich höher wird und dann wieder nach der Bulla zu absteigt, an deren

Seitenwand sie endet. Diese Leiste erinnert an den übereinstimmenden Kamm bei vielen *Artiodactyla* und schließt wie dieser mit der Bulla eine Rinne ein, durch welche Hyoidbogen und Facialis verlaufen.

Bei *Dipus* hat die vordere Wand des Gehörganges eine untiefe Ausbauchung; eine ähnliche Ausbauchung, aber nach hinten und oben, zeigt der Gehörgang von *Sciurus bicolor* Sparrm. nicht die von andern *Sciurus*-Arten). Bei *Dipus* ist dabei der ganze Gehörgang weit und blasenförmig: er bildet, wie Hyrtl (1845, S. 30) es ausdrückt, selbst eine Art Bulla neben der eigentlichen Bulla ossea.

Bei *Hydrochoerus*, *Dasyprocta* und nach Peters (1873) bei *Dinomys* hat die untere Wand des Gehörganges einen Längsspalt, welcher ungefähr auf der Grenze des Recessus und des zylindrischen Teiles anfängt und sich von da ab bis zum Rande der Gehöröffnung erstreckt. Dieser Zustand ist demnach zu vergleichen mit *Suricata* unter den *Viverridae*, und wie bei diesen kommt es bei verwandten Genera vor, daß die beiden Ränder des Spaltes sich distalwärts vereinigen und nur an der Basis getrennt bleiben: der Spalt ändert sich dann in eine Öffnung. Dies ist der Fall bei *Myocastor coypus* (wo die Öffnung sehr klein ist), *Cavia*, *Lagostomus trichodactylus* und nach den Beschreibungen von Brandt u. a. auch bei *Chinchilla* und *Lagidium*. Hagenbach (1835) beschreibt diese Öffnung bei *Cavia* folgendermaßen: An der Paukenkapsel des Meerschweinchens endlich finden wir noch unterhalb der Gehörmündung eine besondere (bisweilen mit einem gezähnelten Rande versehene) Öffnung, welche bei anderen Nagetieren nur im Fötuszustande vorhanden ist, und sich nachher vollkommen schließt (l. c., S. 6). Auch bei *Cavia* hat dies im späteren Alter statt: statt einer Öffnung ist dann nur eine kreisrunde Grube sichtbar. Auch diese Grube findet man unter den *Viverridae* (bei *Galidia* c. s.) zurück.

Bei *Myocastor* habe ich mich überzeugen können, daß anfänglich nur ein Einschnitt im Rande der Gehöröffnung gefunden wird, welcher sich beim weiteren Wachstum durch Vereinigung der Ränder schließt: die Entwicklung ist also ganz analog mit der des Menschen.

Unter den Nicht-*Hystricomorphen* fehlen diese Öffnungen des Gehörganges; nur bei *Pteromys petaurista* finde ich denselben Spalt wie bei *Hydrochoerus* und *Dasyprocta*, außer daß er infolge der geringen Länge des Gehörganges kürzer ist. Bei *Lepus* ist zuweilen eine Grube vorhanden, welche viel Übereinstimmung zeigt mit der von *Cavia*, aber meistenteils weniger deutlich ist und nicht rund

aber linear, und die Bulla fast ganz trennt von dem zylindrischen Gehörgange, welcher dadurch, wie HAGENBACH es ausdrückt, »gleichsam in die Bulla eingefügt zu sein scheint«.

Infolge der Reduktion des hinteren Teiles des Squamosum (s. S. 558) bildet dieses keine Superficies meatus (nur bei *Castor* ist der Gehörgang so lang, daß sein distaler Teil das Squamosum erreicht). Die Bildung der Superficies meatus ist nun übernommen durch das Petrosum. Infolge der Verwachsung dieses Knochens mit dem Gehörgange, ist es meistenteils nicht zu entscheiden, ob dieser ringsum durch das Tympanicum eingeschlossen wird. Dies letztere ist gewiß der Fall bei *Lepus* (Fig. 59 *B*), *Castor* und nach den Abbildungen von H. MERRIAM und TULLBERG bei den *Geomyidae* und *Aplodontia*; auch bei vielen *Muridae*, wo der zylindrische Gehörgang ganz oder fast ganz fehlt, finde ich den durch das Tympanicum gebildeten Rand der Gehöröffnung fast geschlossen (*Cricetomys*, *Phlaeomys*, *Mus decumanus*, *Oryzomys laticeps*).

Oft wird der äußere Gehörgang noch verlängert durch ein oder zwei lose Knochenstückchen. Diese sind zuerst beschrieben durch LEUCKART (1835) bei *Cavia cobaya*, später durch MIRAM (1840) außerdem bei *Castor fiber*. Bei diesen Arten sind zwei Knöchelchen vorhanden, das Vorkommen nur eines Stückchens wird angegeben für *Ctenodactylus* und *Pectinator* (PETERS, 1872), *Chinchilla* und *Heteromys* (TULLBERG). Durch MIRAM werden sie bei dem Biber (und in der Hauptsache gilt diese Beschreibung auch für *Cavia*) beschrieben als zwei halbmondförmige Knöchelchen, welche demnach den Gehörgang nicht ganz umgeben: die obere hintere Wand bleibt frei; infolge der vertikalen Richtung des Gehörganges liegen sie übereinander, weshalb MIRAM sie Os semilunatum inferius und superius nennt; das untere legt sich direkt an den Rand des knöchernen Gehörganges, während der proximale Rand der knorpeligen Ohrmuschel in einer Rinne des zweiten Knöchelchens befestigt ist. Durch einen Muskel (»Musc. mylo-auricularis«) sind sie verbunden mit dem zwischen Condylus und Proc. angularis gelegenen Rande des Unterkiefers; dieser Muskel »befestigt sich an dem vordern Theile der äußeren Fläche des unteren, besonders aber des oberen halbmondförmigen Knöchelchens, scheint aber auch Fibern an die gewölbte Fläche der knorpeligen Ohrmuschel zu senden, was ich nicht genau beobachten konnte, da diese an dem Kopfe, an welchem ich den Muskel untersuchte, mit dem Balge ziemlich nahe am Gehörgange abgeschnitten war« (MIRAM, l. c., S. 11). Ich finde

dagegen, abweichend von dieser Beschreibung, den Muskel ausschließlich vom Knorpel der Concha entspringend und ganz frei von beiden Knöchelchen: es ist also ein Musc. mandibulo-auricularis. Nach Miram soll er die Bewegungen der Ohrmuschel regeln.

Bei einem Fötus von *Castor* fand Miram zwei Knorpelstückchen an derselben Stelle wie die Knochenringe des erwachsenen Tieres, und bei *Microtus amphibius* noch im erwachsenen Zustande zwischen Ohrmuschel und Meatus osseus einen knorpeligen Gehörgang, aus zwei Stückchen bestehend, welche in Gestalt ungefähr mit den Knöchelchen von *Castor* übereinstimmen; nur an das untere heftete sich der Muskel. Die Knöchelchen entstehen demnach durch Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges und unterscheiden sich, wie Miram bemerkt, nur durch ihre konstante Gestalt und Lage von den Verknöcherungen, welche bei andern Tieren (z. B. beim Pferd) öfters im späteren Alter in dem Ringknorpel des Gehörganges auftreten.

Squamosum und Mastoid.

Es ist bekannt, daß das Squamosum der *Rodentia* öfters die Eigenschaft zeigt, daß der Abschnitt hinter dem Proc. zygomaticus schwach entwickelt ist; er bildet den Processus supramastoideus von Tullberg. Am meisten normal ist er noch bei *Castor*, wo es selbst noch hinter dem Gehörgang einen (auch von Huxley, 1864, erwähnten) deutlichen Proc. posttympanicus bildet, welcher sich an die Wurzel des Proc. mastoideus anlegt. Auch bildet er hier noch einen Teil der Superficies meatus, was jedoch mehr eine Folge ist der großen Länge des Gehörganges. Die *Geomyidae* scheinen hierin mit *Castor* übereinzustimmen.

Auch bei den meisten übrigen Nagetieren ist die dorsale, die Seitenwand des Schädels bildende, und an das Parietale grenzende Hälfte dieses Teils des Squamosum noch ziemlich gut entwickelt, die Superficies meatus fehlt jedoch immer (Fig. 59). Öfters biegt sich auch dann noch der untere Rand des Squamosum hinter der Gehöröffnung nach unten um, nur selten (*Coelogenys paca*) reicht er jedoch so weit, daß man von einem Proc. posttympanicus reden kann. Diese Reduktion des Squamosum kann nicht erklärt werden nur durch die Größe des Petrotympanicum, wie Flower und Gadow (1885, S. 182) es tun: »in consequence of the large size of the united tympano-periotic, the root of the zygomatic process is thrown very forward on the side of the skull, and the posterior part of the

body of the squamosal which unites with the occipital is reduced to a long, rather narrow strip, interposed between the parietal and periotic«. Zunächst ist das Petrotympanicum in der Regel nicht außergewöhnlich groß und zweitens ist auch die Wurzel des Proc. zygomaticus, wenn er weit nach vorn liegt, durch einen öfters großen Zwischenraum vom Petrotympanicum getrennt, so daß dies gewiß nicht die Ursache dieser Lage sein kann. Vielmehr möchte ich die Reduktion der Superficies meatus erklären wollen durch die hohe Lage des Proc. zygomaticus: die Fossa glenoidea, welche bei andern Säugetieren in der Regel ungefähr in der Höhe des oberen Randes des Trommelfells liegt, liegt nämlich bei Nagetieren meistens beträchtlich höher. Dieser nach oben gerichteten Verschiebung des Proc. zygomaticus folgte der untere Rand des Squamosum und ist dadurch außerhalb des Bereiches des äußeren Gehörganges gekommen. In einigen Fällen kann dann ferner die Vergrößerung des Petrotympanicum (in casu des Mastoid) zu der Reduktion beigetragen haben und wohl namentlich da, wo nicht nur das Gehörgangsfeld fehlt, aber der Proc. supramastoideus noch weiter reduziert ist zu einem sehr schmalen Fortsatz, welcher nicht mehr mit dem Parietale in Berührung ist; dieses kommt vor bei *Lepus* (Fig. 59 *B*) und bei den Arten, welche ein stark geschwollenes Mastoid besitzen (*Pedetes* [Fig. 59 *C*], *Dipus*, *Heteromyidae*, *Chinchilla*); namentlich bei *Dipodomys* muß der Fortsatz nach Coues 1877) sehr reduziert sein und bei *Cricetodipus agilis* Gambel ist er selbst ganz verloren gegangen (Tullberg).

Die Öffnung, welche durch die Reduktion des Squamosum in der Schädelwand entstehen würde, wird durch das Mastoid geschlossen. Dieses erstreckt sich infolgedessen oralwärts und tritt als ein schmälerer oder breiterer Streifen zwischen Tympanicum und Squamosum zutage. Im stärksten Maße ist dies natürlich der Fall bei *Lepus*, *Pedetes*, *Dipus* usw., wo es, nur durch den schmalen Proc. supramastoideus bedeckt, die ganze Gegend zwischen Tympanicum, Parietale und Occipitale einnimmt. Diese nach vorn gerichtete Fortsetzung des Mastoid erinnert an die von *Echidna* und einigen *Insectivoren* und entsteht wahrscheinlich ebenso wie hier durch Verknöcherung eines Teiles der Lamina parietalis; auch Owen (1839-47) vergleicht *Pedetes* in dieser Hinsicht mit *Echidna* und ebenso spricht Winge (1878, S. 120) von einem »Os pteroticum« bei *Mus* und *Arvicola*.

Eine der Folgen, welche diese Umformung des Mastoid mit sich

bringt, ist, daß es statt des Squamosum die Superficies meatus bildet. Indem diese eine mehr vertikale Lage hat als gewöhnlich bei einem durch das Squamosum gebildeten der Fall ist, hat dieses wieder Einfluß gehabt auf den äußeren Gehörgang, welcher dadurch mehr aufwärts gerichtet ist. Endlich hat es auch Einfluß gehabt auf die Lage des For. postglenoideum; die ventralwärts gerichtete Verschiebung, welche diese Öffnung in der Regel durch das Squamosum erfährt, unterbleibt bei den *Rodentia* infolge der höheren Lage des unteren Randes des Squamosum oder ist gering und dieses hat zur Folge, daß die (selten fehlende) Öffnung eine ursprünglichere Lage über oder über und vor der Gehöröffnung behält und kein Kanal gebildet wird, sondern das Foramen direkt in die Schädelhöhle führt (vgl. S. 381); es liegt zwischen Mastoid und Squamosum oder durchbohrt das letztere.

Durch die Verwachsung von Tympanicum und Perioticum ist nicht immer die Grenze des Mastoid mit Sicherheit zu bestimmen; es scheint jedoch, daß seine oralwärts verlaufende Fortsetzung zwischen Tympanicum und Squamosum nie fehlt und immer mehr oder weniger vollständig von außen sichtbar ist (außer vielleicht bei *Castor* und den *Bathyergidae*). Öfters ist der vordere Teil getrennt von dem Reste des Mastoid; das zwischen beiden gelegene Stück wird dann bedeckt dadurch, daß das Squamosum und der Rand der Gehöröffnung sich berühren (*Lepus*, die meisten *Sciuridae* und *Muridae*, *Spalax*); der orale Teil nimmt dann einen kleinen Raum über und vor dem äußeren Gehörgange ein. Eine hiermit übereinstimmende Fläche ist auch bei *Castor* vorhanden, aber gehört hier vielleicht zum Tympanicum, in welchem Falle bei *Castor* von dem Mastoid nichts als die gewöhnliche Oberfläche sichtbar sein würde. In andern Fällen wird eine mehr oder weniger vollständige Trennung in zwei Teile verursacht durch einen längs dem hinteren Rande des Squamosum lateralwärts gerichteten Fortsatz des Supraoccipitale, den Proc. lateralis ossis occipitis (Tullberg); dieser kommt nach Tullbergs Angaben gut entwickelt vor bei den *Bathyergidae*, wo er die äußere Gehöröffnung erreicht, bei allen *Hystricomorphen* (nur bei den *Caviidae* und *Dasyproctidae* klein; bei *Myocastor* ragt er frei hervor und scheint den Proc. mastoideus zu ersetzen) und bei den *Dipodidae*. Bei *Dipus* und nach Tullberg auch bei *Chinchilla* und *Lagidium* erreicht er durch die große Reduktion des Processus supramastoideus diesen nur mit seiner Spitze, wodurch er zusammen mit diesem Fortsatze und dem Parietale ein kleines Stückchen des Mastoid abschließt.

Bei vielen *Hystricomorphen* bildet das Mastoid eine Aufblähung über und vor dem äußeren Gehörgange. Weniger deutlich ist diese Aufblähung bei *Sciurus* und andern *Sciuridae*, aber unter diesen am stärksten bei den fliegenden Arten (*Pteromys petaurista*, *Sciuropterus volucella*, wo auch das hintere Ende des Squamosum sich etwas daran beteiligt. Schon bei den *Sciuridae* und auch bei vielen andern, z. B. *Ochotona* (Brandt), *Eliomys*, *Gerbillus* (Tullberg), fängt die Aufblähung an, sich auch über den hinteren Teil des Mastoid auszubreiten und bei *Chinchilla lanigera*, *Pedetes caffer*, *Dipus*, den meisten *Heteromyidae* (bei welchen sie für die Systematik benutzt wird), *Ctenodactylus* und *Ctenomys* unter den *Octodontidae* (Brandt) und in geringerem Maße bei *Lagidium peruanum* (Tullberg) bildet das Mastoid eine große Bulla mastoidea*, welche öfters größer ist als die eigentliche Bulla, die Seiten der Hinterhauptsfläche bildet und auch auf der dorsalen Seite des Schädels sichtbar ist (der Proc. mastoideus von *Pedetes* schwillt nicht mit auf). Bei *Heteromys* unter den *Heteromyidae* und bei *Sminthus*, *Zapus* und *Lagostomus* ist die Aufblähung des Mastoid nur gering; am stärksten ist sie bei *Dipodomys*, wo sie nach Coues' Beschreibung (1877, S. 523) fast die ganze Hinterhauptsfläche und den hinteren Teil der oberen Fläche des Schädels bildet, indem das Occipitale zwischen beiden Aufblähungen zu einem schmalen Streifen reduziert ist. Kleiner und nicht die obere Fläche des Schädels erreichend ist diese Bulla auch bei den *Geomyidae*; auch hier liefert sie generische und spezifische Unterschiede (Merriam, 1895).

Meistens ist mit der großen Bulla mastoidea eine große Bulla tympanica verbunden und in vielen Fällen auch ein erweiterter Gehörgang.

Von Wichtigkeit ist es, daß eine Aufblähung des Mastoid, am meisten der der *Heteromyidae* ähnlich, schon beim eocänen *Protoptychus hatcheri* Scott gefunden wurde und weniger stark auch bei den miocänen Genera *Entoptychus* und *Pleurolicus* (Scott, 1895[a]).

Die Paukenhöhle mit ihren Nebenhöhlen.

Innen ist die Bulla ebenso variabel wie außen.

Bei *Spalax* (und vermutlich auch bei andern Genera, wo wie bei *Spalax* die Bulla zwar groß ist, aber entsprechend der vertikalen Achse wenig aufgebläht, wie z. B. bei *Dipus*) ist ihre Höhle rings um das Promontorium tief ausgebuchtet, so daß dessen Spitze frei hervorragt; Alezais (1899) erwähnt dies auch für *Cavia*.

Meistens ist die Höhle ungeteilt und glattwandig; dies finde ich z. B. bei *Lepus cuniculus*, *Pedetes caffer* und *Dipus jaculus*, während Winge (1888) die Paukenhöhle als ungeteilt angibt für die *Capromyinae*, die *Hystricidae*, *Coendidae*, *Lagostomidae*, *Dasyproctidae*, *Dinomyidae* und *Caviidae* und ferner durch Tullberg die Wand »nicht zellig« genannt wird bei *Georychus capensis*, *Spalacidae*, *Muridae* (außer den *Microtinae*) und *Heteromyidae*. Bei *Spalax typhlus* finde ich nur von der hinteren Wand eine niedrige Leiste emporragen und bei *Castor fiber* gibt es mehrere solcher Leisten, von denen ein Paar sehr kurze von dem Trommelfell ausstrahlen und ferner hier und da verbreitet zapfenförmige Osteophyten. Diese letzteren erwähnt Hyrtl auch für *Georychus capensis* und *Bathyergus maritimus*.

Bei den *Sciuridae* sind die radiär vom Annulus ausstrahlenden Leisten besser entwickelt. Bei *Sciurus vulgaris* finde ich zwei, welche hoch sind und vom Sulcus tympanicus bis zum Promontorium fortlaufen; eine dritte, mehr nach hinten gelegene, niedrigere Leiste, (welche die Arteria stapedia einschließt), erreicht den Sulcus nicht. Quere Verbindungen zwischen diesen Leisten, von denen Hagenbach (1835, S. 12) spricht, finde ich hier nicht. Nach Hyrtl werden die radiären Leisten in der Zahl von 3—5 nicht nur gefunden bei den *Sciuridae* (nach Tullberg fehlen sie bei *Pteromys petaurista*), sondern auch bei *Myoxus*, *Otomys* (eine *Murida*) und *Bathyergus*, während schließlich quere Zwischenwände auch angegeben werden für *Anomalurus* (z. B. durch Alston, 1875), für die *Octodontidae Echimys cayennensis* und *Petromys typicus* und für *Graphiurus* (*Eliomys*) *nachtglasi*, eine *Myoxide* (Tullberg).

Verwickelter ist der Zustand bei *Octodon degus* und *Spalacopus poeppigi*, wo in Übereinstimmung mit Tullbergs Beschreibung außer einer Anzahl radiärer Leisten noch andre vorkommen, welche die ersteren kreuzen, so daß ein weitmaschiges Netzwerk gebildet wird. Tullberg erwähnt dies auch für *Ctenomys magellanicus* Benn.

Bei *Lemmus lemmus* und *Microtus arvalis* endlich beschreiben Otto (1826) und Hyrtl (1845) die Wand als feinzellig, was Tullberg für die *Microtinae* im allgemeinen und für die *Geomyidae* angibt. Derselbe erwähnt eine zellige Bullawand auch für *Ochotona*.

Dieselben Genera, für welche Hyrtl radiäre Leisten angibt, außer *Myoxus* haben nach ihm ferner »die Eigentümlichkeit, daß von der oberen Peripherie des Annulus tympani eine Knochenlamelle über das Vorhofsfenster weg zum Promontorium geht, hinter

welcher sich der Incus und der Stapes vollkommen bergen, so daß nach Eröffnung des Tympanum nur der Stiel des Hammers gesehen wird«. Diese Knochenlamelle scheint zum Tympanicum zu gehören.

Eine Kommunikation der beiden Paukenhöhlen des Hasen mittels eines Sinus im Basisphenoid, durch Owen (1868, II S. 368) erwähnt, besteht nicht und ist auch unmöglich, da die Bullae das Basisphenoid nicht erreichen.

Das Ostium tymp. tubae liegt im vorderen inneren Winkel der Paukenhöhle, und zwar, wenn es nicht undeutlich wird infolge der Verwachsung von Petrosum und Bulla, meistens zwischen diesen zwei Knochen. Die Öffnung ist fast immer sehr klein, gewöhnlich äußerlich mehr oder weniger bedeckt durch die Bulla mit dem Proc. styliformis und meistens auch dadurch von außen nicht deutlich sichtbar, daß sie höher liegt als die verdickte Schädelbasis (z. B. bei *Lepus*, *Pedetes* und vielen *Hystricomorphen*). Durch den nach innen umgebogenen Rand der Bulla (*Sciurus*) oder durch den Proc. styliformis kann in Verbindung mit dem Petrosum eine kurze Tuba ossea gebildet werden. Bei *Castor fiber* geht diese ausschließlich aus dem Tympanicum hervor: das Ost. tymp. tubae liegt hier nicht der Regel gemäß zwischen Bulla und Petrosum, sondern durchbohrt die Wand der ersteren und den Proc. styliformis; das Orificium tubae liegt demnach in diesem Fortsatze und ist ventralwärts ganz unbedeckt. Da man auch bei *Hystricomorphen* diese Öffnung zuweilen im Proc. styliformis antrifft, kommt hier wahrscheinlich ein ähnlicher Zustand wie bei *Castor* vor.

Der Recessus epitympanicus wird nach außen natürlich nicht durch das Squamosum begrenzt; dieses ist demnach ganz von der Paukenhöhle ausgeschlossen. In der Begrenzung des Recessus wird es vertreten durch das Petrotympanicum. Bei *Lepus* wird die knöcherne laterale Wand des Recessus teilweise durch den nach unten umgeschlagenen Rand des Tegmen tympani gebildet, ferner durch die obere Wand des äußeren Gehörganges, also durch das Tympanicum (Fig. 59 *B*). Das letztere bildet wahrscheinlich oft den größten Teil dieser Wand, aber durch die Verwachsung mit dem Petrosum ist es gewöhnlich nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Eine Incisura tympanica kann fehlen (*Pedetes*, *Sciuridae*, *Castor*, *Spalax*, wahrscheinlich alle *Hystricomorphen*), vorhanden ist sie bei *Lepus*, den meisten oder allen *Muridae*, *Dipus*. Bei den *Muridae* (deutlich namentlich bei *Mus*) kann selbst die laterale Wand des

Recessus gänzlich fehlen, so daß Malleus und Incus von außen her vollständig sichtbar sind (Fig. 59 *A*).

Bei *Dipus* ist die Incisura tympanica nicht wie sonst eine kleine, höchstens halbkreisförmige Ausbuchtung des Trommelfellrandes, sondern ihr Umfang ist fast vollständig kreisförmig und besitzt unten nur einen kleinen Hiatus, wodurch die Pars flaccida mit der Pars tensa des Trommelfells zusammenhängt. Dies ist wahrscheinlich die Ursache, daß Hyrtl (1845) die Pars flaccida hier als etwas Besonderes beschreibt; für *Dipus jerboa* lautet seine Beschreibung folgendermaßen: »Der Meatus auditorius externus osseus stellt nämlich selbst eine Art Bulla dar, in welche sich der knorpelige Gehörgang mündet. . . . Die innere Wand dieser Höhle wird nach unten vom Trommelfelle gebildet. Die obere Hälfte der Wand bildet eine knöcherne dünne Lamelle, die die Blase des äusseren Gehörgangs von der Blase der Trommel scheidet. . . . Im frischen Zustande wird die Öffnung durch eine Haut verschlossen, die ich Membrana tympani accessoria nennen will, und die durch eine Fortsetzung der allgemeinen Decke des Gehörgangs — wie das Trommelfell — überkleidet wird. Sie ist plan gespannt, nicht so gross wie das eigentliche Trommelfell, welches knapp unter ihr liegt, und lässt, wenn sie weggenommen wird, den Kopf des Hammers und den Körper des Amboses sehen, die unmittelbar hinter sie zu liegen kommen und sie berühren. Ihrer Spannung wegen muss sie, so gut wie das Trommelfell, Beugungs- und Verdichtungswellen der Luft der oberen Pauckenhöhle [d. h. Recessus und Sinus epitympanicus] (und vielleicht auch den Gehörknöchelchen) mittheilen. Bei gewissen Wiederkäuern wurde etwas Ähnliches getroffen« (l. c., S. 30). Vor Hyrtl hatte übrigens Otto denselben Zustand schon beschrieben.

Meistens tritt ein Sinus epitympanicus auf, jedoch nicht wie gewöhnlich durch das Squamosum, sondern ganz durch das Perioticum umgeben und nicht durch das Tympanicum, wie Denker, 1899, unrichtig für *Hydrochoerus* erwähnt). Was das For. pneumaticum anbelangt, fällt vorerst auf, daß es im Zusammenhange mit der Ausbreitung des Mastoid in oraler Richtung gewöhnlich vorn in dem Rec. epitympanicus und dem Tegmen tympani liegt. Bei *Sciurus vulgaris* sind jedoch drei Ausbauchungen hintereinander zu unterscheiden; die vordere und die hintere sind untief, die mittlere, deren Eingang gerade nach innen vom Caput mallei liegt, bildet eine ansehnliche Nebenhöhle. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese drei Ausbuchtungen den drei Sacci von Hammar (s. S. 330) entsprechen,

welche dann hier durch knöcherne Zwischenwände getrennt bleiben würden.

Hyrtl schreibt eine epitympanale Nebenhöhle allen *Rodentia* zu. Zuweilen ist sie jedoch weiter nichts als ein tiefer Recessus epitympanicus (*Mus* [Fig. 59 A], *Castor*). Bei *Lepus* hat diese schon vorn eine deutliche, aber untiefe Ausbauchung (als »Cellulae mastoideae s. Cavitas tympani accessoria« beschrieben durch W. Krause, 1884), in der Lage ungefähr mit der vorderen Ausbauchung von *Sciurus* übereinstimmend; bei *Spalax* wird diese Höhle tiefer und bei den *Hystricomorphen* bildet sie eine ansehnliche Nebenhöhle und verursacht die Aufblähung des Mastoid, welche über und vor dem äußeren Gehörgang sichtbar ist. Die Höhle ist auch bei denjenigen *Sciuridae*, welche die Aufblähung zeigen, vorhanden; daß sie hier am stärksten ist bei den fliegenden Arten, ist in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß eine epitympanale Nebenhöhle bei fliegenden Säugetieren (außer *Chiroptera*) öfters gut entwickelt ist (vgl. *Phalangeridae*, *Galeopithecus*).

Ihren größten Umfang erreicht die Nebenhöhle jedoch bei den Arten, bei denen das Mastoid, wie oben (S. 561) beschrieben, eine große Blase bildet: »Die obere Wand der Paukenhöhle«, schreibt Hyrtl (l. c., S. 28), »erscheint schon bei Cavia und Chloromys [= *Dasyprocta*] bedeutend aufgetrieben, buchtet sich bei Meriones labradorius [= *Zapus hudsonius* Zimm., Capromys, Echimys, Gerbillus [*Meriones*] tamaricinus und Lagostomus trichodactylus noch mehr aus und geht durch Helamys [*Pedetes*] caffer in die monströse Auftreibung der Dipus- und Callomys-Arten über. Beide Paukenhöhlen zusammengenommen, sind [bei den beiden letzten] größer als die Schädelhöhle.«

Die Nebenhöhle wird bei *Pedetes* durch eine von hinten nach vorn und unten gehende, bei *Alactaga* und *Dipus* durch mehrere Zwischenwände geteilt (Otto, Hyrtl; auch bei *Cricetodipus*, *Dipodomys* und dem eocänen *Protoptychus* treten unvollkommene Septen auf, welche die Höhle in Kammern teilen, wovon zwei auch äußerlich durch tiefe Rinnen getrennt sind; die eine dieser zwei Kammern liegt hinter dem äußeren Gehörgange, die andre über ihm (Scott, 1895[a]; für *Dipodomys* auch erwähnt durch Coues, 1877). Wahrscheinlich stimmen diese Septen zum Teil mit denen von *Sciurus* überein, wo, wie oben beschrieben wurde, drei Ausbauchungen zu unterscheiden sind. Auch bei *Meriones*-Arten fand Otto (l. c., S. 56) die Höhle in drei Abteilungen geteilt. Bei den *Geomyidae* endlich

ist sie mit zelligem Knochengewebe gefüllt (Merriam); auch bei *Ochotona* ist sie zellig (Tullberg) und dasselbe finde ich bei *Lagostomus*, während es auch bei *Microtus* der Fall sein muß: »Pars mastoidea und Tegmen tympani blähen sich beide stark auf und werden schwammig, und ihre Höhlen setzen sich in offene Verbindung mit der Paukenhöhle« (Winge, 1881, S. 43). — Osteophyten enthält der Sinus bei *Dolichotis* (Hyrtl), *Hydrochoerus* (Denker) und *Spalax*.

Alle Zustände, welchen man bei der Höhle der Bulla selbst begegnet, treten also auch beim Sinus epitympanicus auf, aber nicht immer beim selben Tiere in derselben Weise.

Arterien.

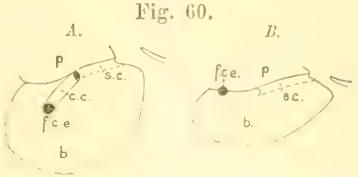
Wie aus den Untersuchungen von Otto (1826), Hyrtl (1845), Calori (1856) und Tandler (1899, 1901) hervorgeht, zeigen Carotis interna und der innerhalb der Paukenhöhle gelegene Teil der Art. stapedia alle Entwicklungsstufen. Tandler fand beide gut entwickelt bei *Mus rattus*; nur die Carotis interna ist vorhanden bei *Lepus cuniculus*, *Pedetes caffer* und nach Ottos Beschreibung bei *Castor*; anderseits ist bei *Sciurus* (*vulgaris*, *aureogaster*, *americanus*) und *Arctomys marmotta* die Art. stapedia vorhanden, während die Carotis von der Stelle ab, wo die Art. stapedia entspringt, obliteriert ist; bei *Cavia cobaya*, *Hystrix cristata* und *Lagostomus trichodactylus* fehlen beim erwachsenen Tiere beide (mit Ausnahme eines Rudimentes der Carotis bei *Hystrix*).

Hiermit in Übereinstimmung sind die Unterschiede, welche in den Kanälen und Öffnungen, für die genannten Arterien bestimmt, angetroffen werden.

Tandler erwähnt, daß bei *Sciurus vulgaris* und *Arctomys marmotta*, wo die Carotis teilweise verloren gegangen ist, der Nervus caroticus erst innerhalb der Paukenhöhle die Art. stapedia verläßt, um dann (bei *Sciurus*) seinen Weg zu verfolgen durch eine Rinne des Promontorium. Er schließt hieraus, daß embryonal die Carotis längs diesem Wege (also innerhalb der Paukenhöhle) verläuft. Bei den übrigen *Rodentia* ist dies nicht mehr der Fall: die Carotis, wenn vorhanden, erreicht hier stets medial von der Bulla das For. lacerum ant. (caroticum). Vorher jedoch wird sie in der Regel umgeben durch eine Rinne oder einen Kanal, durch die Bullawand gebildet.

Bei *Lepus* ist dieser Kanal (Fig. 60 *A*) ringsum geschlossen. Er fängt an mit einer runden Öffnung vor dem For. lacerum posterius, verläuft dann (bei *L. cuniculus*) nach oben und vorn, biegt dann mehr nach vorn um und verfolgt seinen Weg als eine Rinne zwischen Bulla und Petrosum, welche endet mit einer Öffnung medial von der der Tuba und wie diese durch die Bulla bedeckt. Von hier kann die Carotis unmittelbar in das For. caroticum eintreten. An der Innenwand der Paukenhöhle bildet der Kanal eine schwache Wulst.

Fig. 60.



Schema des Can. caroticus von: *A. Lepus*, *B. Mus*. Erklärung s. Fig. 46, S. 503. *b.* Bulla ossea; *c.c.* Can. carot.; *f.c.e.* For. carot. post. *p.* Petrosum; *s.c.* Sulcus caroticus.

Bei *Pedetes caffer* ist nach Tandler nur ein Sulcus vorhanden.

Bei den *Sciuridae* fehlen in Übereinstimmung mit den oben mitgeteilten Angaben Rinne und Kanal immer, aber es kommt statt dessen stets eine Öffnung (For. carot. post.) vor, welche in die Paukenhöhle führt: sie liegt ganz hinten in der Innenwand der Bulla, gleich unter dem For. lacerum posterius.

Castor hat wieder einen Sulcus caroticus, welcher durch das Basioccipitale zu einem Kanal geschlossen wird und in einer Richtung nach oben und vorn verläuft: eine Öffnung für eine Art. stapedia ist nicht da.

Bei *Myoxus glis* beschreiben Otto und Calori eine Art. stapedia, nach Hyrtl ist diese nicht in Übereinstimmung mit Caloris Beschreibung, fast kapillär. Dieser letztere beschreibt auch eine sehr schwache Carotis interna, welche außerhalb der Paukenhöhle bleibt.

Bei den *Muridae* ist immer eine Carotisrinne vorhanden, obwohl zuweilen nur sehr schwach entwickelt; sie wird nur durch den vorderen Teil der Bulla gebildet (Fig. 60 *B*) und zuweilen durch Basioccipitale und Proc. styliformis zu einem Kanal geschlossen. Außerdem ist stets eine Öffnung für die Art. stapedia da, welche offenbar übereinstimmt mit dem For. caroticum post. der *Sciuridae*; sie liegt nach außen vom For. lacerum post., hinten an der Bulla auf der Grenze von dieser und dem Petrosum. Die Art. stapedia wird hier also schon außerhalb der Paukenhöhle abgegeben.

Bei *Spalax*, *Bathyergus*, *Georychus* und *Dipus* besitzt die Bulla keine Rinne oder Kanal für die Carotis interna; falls diese letztere vorkommt (bei *Dipus* scheint sie nach Otros Beschreibung zu fehlen),

würde sie zwischen Bulla und Schädelbasis die Schädelhöhle erreichen können (bei *Bathyergus* und *Georychus* jedoch nur durch eine kleine, weit nach hinten gelegene Öffnung). Bei *Dipus* ist an derselben Stelle wie bei den *Muridae* eine Öffnung für die Art. stapedia (welche durch Otto beschrieben wird), bei den andern genannten Genera fehlt sie.

Bei den *Geomyidae* »the canal for the internal carotid artery is absent« (Merriam, 1895, S. 59).

Bei den *Hystricomorphen* fehlt stets eine Carotisrinne oder sie ist sehr schwach (z. B. bei *Hystrix cristata* nach Tandler ein »ganz feiner Schlitz«); bei *Cavia* fehlt selbst zwischen Bulla und Schädelbasis jede Öffnung, wodurch die Carotis in die Schädelhöhle eintreten könnte. Auch eine Öffnung für eine Art. stapedia fehlt immer. Die *Hystricomorphen* scheinen demnach, was diese Arterien anbelangt, alle mit den durch Tandler untersuchten Beispielen übereinzustimmen.

Innerhalb der Paukenhöhle läuft die Art. stapedia bei *Mus rattus*, *Sciurus vulgaris* und *Arctomys marmotta* längs dem Promontorium, dann durch den Stapes und längs dem Tegmen tympani nach vorn und verläßt die Paukenhöhle durch die Fissura Glaseri; an dieser Stelle spaltet sie sich in Ramus superior und inferior (Tandler). Bei *Sciurus* und *Arctomys* ist sie dabei ganz in einen Knochenkanal eingeschlossen, welcher nur zwischen den beiden Schenkeln des Stapes in eine offene Rinne übergeht (Hyrtl, Tandler) und dessen Anfangsteil in einer hervorspringenden Leiste liegt (s. S. 562); der Nervus caroticus verläßt den Kanal durch einen Spalt. Bei *Mus* ist der erste Teil der Arterie bis etwas hinter dem Stapes unbedeckt. Wie bei *Sciurus vulgaris* aus dem Verlauf des Knochenkanals, bei *Mus decumanus* aus dem der Rinne im Promontorium hervorgeht, verläuft die Arterie vorn längs der Fen. cochleae; in ihrem Verlaufe längs dem Tegmen tympani bleibt sie medial von dem Rec. epitympanicus.

Otto und Hyrtl (1845, 1850) erwähnen den längs dem Promontorium verlaufenden Teil des Kanals als geschlossen auch bei andern *Sciuridae* und bei *Dipus*, *Myoxus* und den *Muriden Meriones*, *Microtus arvalis* und *Fiber zibethicus*, als eine Rinne bei *Otomys bisulcatus* (»*Euryotis irrorata*«), *Cricetus cricetus*, mehreren Arten von *Mus* und *Zapus hudsonius* (»*Meriones labradorius*«). »Bei Cavia cobaya und aperea, Georychus [*Lemmus*] lemmus, Myoxus glis, Lagostomus trichodactylus und Dasyprocta [*Dolichotis*] patagonica ist der Halbkanal in einen knöchernen, soliden, sehr feinen Riegel verwan-

delt, auf welchem der Stapes reitet. Er füllt die Intercrural-Öffnung des Steigbügels niemals aus (Hyrtl, 1845). Dieser Riegel ist der sogenannte »Pessulus«, welcher demnach (wie für *Cavia* schon durch Otto bemerkt ist) auch existieren kann in Fällen wo eine Art. stapedia fehlt (s. S. 385).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialiskanal ist, wie Hyrtl (1845, S. 27) bemerkt, meistens ganz geschlossen. Eine Ausnahme bilden *Lepus* und *Mus* und nach Vrolik (1872) *Cricetus cricetus*, wo der Facialis unbedeckt längs dem Tegmen tympani läuft. Das For. stylomastoideum liegt immer zwischen Bulla und Mastoid hinter der äußeren Gehöröffnung, bzw. der Basis des Gehörganges.

Flower and Gadow (1885, S. 183) geben an, daß im Zusammenhange mit dem rudimentären Zustande des vorderen Horns des Zungenbeines ein Tympanohyale niemals deutlich sei. Fraser (1852) beschreibt es bei der Ratte als Verknöcherung des oberen Teils des Hyoidknorpels und vielleicht darf man annehmen, daß es stets vorhanden ist, aber meistens klein und unkenntlich mit der Umgebung verwachsen. *Castor fiber* bildet jedoch eine Ausnahme: hier ist es deutlich und ziemlich lang und dick und zeigt viel Übereinstimmung mit dem der *Artiodactyla* (besonders von *Sus*), mit welchem es auch in der Lage übereinstimmt: seine Spitze ist ganz frei und sichtbar in dem vorderen Teile der zwischen Bulla und Mastoid gelegenen Grube. Hinter ihm verläßt durch dieselbe Grube der Facialis den Schädel. Wie bei den *Artiodactyla* wird auch hier das Tympanohyale ganz von der Begrenzung der Paukenhöhle ausgeschlossen. Durch einen dünnen Knorpelstab ist es verbunden mit der etwas gebogenen Spitze des ziemlich gut entwickelten Stylohyale, welches nicht dem Proc. paroccipitalis anliegt: das Hyoid ist also protrematisch und zeigt in jeder Hinsicht Übereinstimmung mit den *Ungulaten*.

Eine Andeutung des Vorhandenseins eines Tympanohyale finde ich ferner nur noch bei *Dasyprocta aguti* L. Bei *Hystricomorpha* findet man nämlich oft hinter dem For. stylomastoideum ein mehr oder weniger deutliches Grübchen im Mastoid und bei einem Schädel von *D. aguti* finde ich hier an der einen Seite ein Knöchelchen hervorragen, welches ich für die Spitze eines Tympanohyale halte. Eine knorpelige oder knöcherne Verbindung mit dem Reste des Hyoid besteht jedoch nicht mehr.

Bei *Lepus cuniculus* ist zuerst durch W. Krause (1884, S. 87; nach Howes auch in der ersten Ausgabe, 1868) als »Processus styloideus« ein Knöchelchen beschrieben, welches mit der Spitze des Proc. paroccipitalis artikuliert[1]. Nach Howes' Beschreibung (1897) liegt es in der vom Proc. paroccipitalis entspringenden gemeinschaftlichen Sehne des Musc. stylohyoideus major und stylopharyngeus. »Its transversely enlarged head is received into a well-marked facet on the correspondingly enlarged extremity of the paroccipital process« (l. c., S. 518). Zuweilen ist es mit dem Proc. paroccipitalis ankylosiert. Howes betrachtet es mit Recht als ein rudimentäres Stylohyale, welches seine ursprüngliche Verbindung mit dem Schädel verloren hat und opisthotrematisch geworden ist (s. S. 380). Ich finde es auch bei *L. europaeus*, aber hier geht von seiner oberen Spitze ein dünnes Ligament aus, welches nach oben zwischen Bulla und Mastoid eindringt und das Tegmen tympani zu erreichen scheint (ich habe es nicht ganz bis hierher verfolgen können): hier ist demnach die ursprüngliche Verbindung nicht ganz verloren gegangen.

Bei *Georychus capensis* besteht nach Tullberg (l. c., S. 73) die Spitze des wenig entwickelten Proc. mastoideus aus einem gesonderten linsenförmigen Knöchelchen, das wenigstens bei jüngeren Exemplaren durch eine deutliche Sutur von dem Petromastoid getrennt ist. Es scheint mir wahrscheinlich, daß hierin ein Homologon entweder des Tympanohyale von *Dasyprocta* oder des Stylohyale von *Lepus* gesucht werden muß: auch bei *Georychus* liegt es hinter dem For. stylomastoideum: durch seine Lage in bezug auf den Proc. mastoideus stimmt es eher mit einem Tympanohyale überein.

»The close approximation of the paroccipital and mastoid processes and the expansion of the extremity of the former,« schreibt Howes, »occur in such genera as *Arvicola*, *Cricetomys*, *Fiber*, *Hydromys*, *Microtus*, *Neotoma*, and in several *Muridae*, and thus suggest a wide realisation of the opisthotrematic condition for the rodent order. On the other hand, in the beaver, the stylohyal is very well developed, complete, and situated well forwards. It seems hard to conceive that the detailed condition and relationships of the upper portion of the hyoid should be the same in genera like *Cavia*, *Chinchilla*, *Myopotamus*; and one is tempted to inquire whether, in respect to the anterior cornu of the hyoid, the

[1] Dieterich (1841, S. 82) spricht von einem Proc. styloideus von *Lepus*, welcher »länglich, gerade, verwachsen« sein sollte. Hiermit meint er jedoch vermutlich den Proc. mastoideus.

enormous order Rodentia may not exhaust the conditions occurring throughout the class Mammalia.« Was den Biber betrifft, hat sich dieses Vermuten als richtig ergeben, der Zustand der übrigen Nagetiere ist aber nicht bekannt.

Zusammenfassung.

Winge (1888) leitet die *Rodentia* von *Insectivoren*-artigen Tieren ab, aber bemerkt dabei, daß schon die ersten Nagetiere sich darin von den meisten *Insectivoren* haben unterscheiden müssen, daß sie im erwachsenen Zustande kein ringförmiges Tympanicum hatten und kein Teil der Wand der Paukenhöhle gebildet wurde durch die Ala magna. Ich kann hinzufügen, daß auch kein Nagetier bekannt ist, welches im Besitze eines Entotympanicum ist und daß die *Rodentia* in dieser Hinsicht also selbst mehr spezialisiert sind als die *Carnivoren* und die *Ungulaten*.

Die Bulla besteht demnach ausschließlich aus dem Tympanicum. Sie ist von sehr verschiedener Gestalt, aber zeigt im allgemeinen die meiste Ähnlichkeit mit der der *Ungulaten*. Diese Übereinstimmung fällt am meisten ins Auge bei *Castor*, wo die Gestalt der Bulla, der lange äußere Gehörgang, die Vagina für das Hyoid in der Tat stark an *Artiodactyla* erinnern, während auch die Umgebung, z. B. der Proc. posttympanicus und besonders das lange Tympanohyale, hiermit in Übereinstimmung ist.

Eine speziell für die *Rodentia* charakteristische Eigenschaft, wodurch sie von den übrigen Säugetieren abweichen, ist die geringe Entwicklung des hinteren Teils des Squamosum, wodurch dieses außerhalb des Bereiches der Paukenhöhle zu liegen kommt. Bei *Castor* fängt diese Reduktion an, bei den übrigen *Rodentia* geht sie weiter. Im Zusammenhange mit dieser Reduktion des Squamosum steht eine Ausbreitung des Mastoid in der Richtung nach vorn, wodurch es gleichsam das Squamosum vertritt. Dabei ist es oft mehr oder weniger aufgebläht und enthält einen Sinus epitympanicus. Hierin weichen die *Rodentia* von den *Ungulaten* im allgemeinen ab, aber es ist von Wichtigkeit, daß bei *Typotheriidae* eine Aufblähung des Hinterhauptteils des Schädels angetroffen wird, welche wenigstens scheinbar auffallende Ähnlichkeit zeigt mit der, welche bei einigen *Rodentia* (*Pedetes*, *Dipus* u. a.) vorkommt.

Sowohl die Bulla tympanica wie die Höhle des Mastoid können ganz hohl sein oder in verschiedener Weise durch knöcherne Septen, Bälkchen, usw. in Abteilungen geteilt. Die Bildungsart dieser Septen ist nicht

untersucht, aber unterscheidet sich wahrscheinlich nicht von der, welche bei andern Säugetieren (im besondern den *Ungulaten*) Regel ist.

Auch im Arterienverlauf weichen die *Rodentia* von den *Insectivoren* ab, indem die Carotis nicht mehr durch die Paukenhöhle geht (außer vielleicht bei den *Sciuridae*). Dagegen besteht noch ein ursprünglicher Zustand darin, daß die Art. stapedia oft beim erwachsenen Tiere erhalten bleibt. Jedoch findet man hierin alle möglichen Entwicklungsstufen und oft sind Carotis int. und Art. stapedia vollkommen obliterirt.

Die besprochenen Eigenschaften stören sich im allgemeinen nicht an der gebräuchlichen systematischen Einteilung und eine regelmäßige Entwicklung ist nicht festzustellen. So ist die Aufblähung des Mastoid, welche man leicht geneigt ist für eine besondere Spezialisierung anzusehen, schon in starkem Maße vorhanden bei den ältesten (eocänen und miocänen Formen, und unter den recenten kommt sie in verschiedenen Familien vor. So besitzen auch die *Duplicidentaten* durchaus keine tiefer stehenden Merkmale als die übrigen *Rodentia* und durch den Verlust einer Art. stapedia steht *Lepus* sogar höher als viele der letzteren.

Was die Verbindung des Zungenbeins mit dem Schädel betrifft, steht *Castor* für sich da durch den Besitz eines langen und deutlichen Tympanohyale, welches zusammen mit dem protrematischen Zustande des Hyoid die Übereinstimmung dieses Genus mit den *Ungulaten* vergrößern hilft. Bei den übrigen *Rodentia* scheint das Tympanohyale zwar vorhanden zu sein, aber klein und verwachsen mit der Umgebung; der übrige Zustand des Hyoid ist jedoch nur von *Lepus* besser bekannt, wo es stark von dem von *Castor* abweicht: es ist hier opisthotrematisch (Howes). Vielleicht kommen bei andern *Rodentia* Übergangszustände vor. Jedenfalls ist es interessant, daß beide Arten der Anheftung des Hyoid, welche bei *Ungulaten* angetroffen werden, bei den Nagetieren durch analoge Zustände vertreten werden: *Lepus* ist dabei zu vergleichen mit *Procavia*, *Castor* mit den übrigen *Ungulaten*.

XI. Ungulata.

1. Perissodactyla.

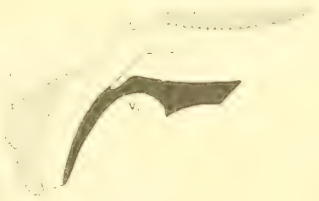
Rhinocerotidae.

Wand der Paukenhöhle.

Bei einem erwachsenen, aber nicht alten Schädel von *Rhinoceros sumatrensis* Cuv. finde ich die Wand der Paukenhöhle in folgender Weise zusammengesetzt (Fig. 61 u. 62).

Das kleine Tympanicum, welches nur mit dem langen Proc. Folii verwachsen ist, hat eine sehr ungleichmäßige Gestalt. Es bildet die Seitenwand der Paukenhöhle mittels eines nach unten und vorn gerichteten, unregelmäßig dreieckigen, lamellenförmigen Fortsatzes, welcher vom ventralen Rande des Annulus ausgeht und in der Verlängerung der Trommelfellebene liegt.

Fig. 61.



Rhinoceros (*sumatrensis*), Frontalschnitt. *v.* Vagina für das Hyoid.

Die übrige Paukenhöhlenwand wird gebildet durch eine hohe, vertikale Lamelle, welche mit ihrem oberen Rande der Pars petrosa anliegt. Ein Teil dieser Lamelle läuft in sagittaler Richtung, parallel mit der Ebene des oben beschriebenen Fortsatzes des Tympanicum und bildet demnach die innere Wand der Paukenhöhle. Hinten biegt sich dieser Teil ein wenig lateralwärts um und bildet hier einen freien Fortsatz, indem er durch einen Zwischenraum vom Petrosum getrennt ist. Auch vorn findet eine laterale Umbiegung statt und nimmt die Lamelle zugleich eine mehr geneigte Lage an, so daß sie hier in der vorderen oberen Wand der Paukenhöhle zu liegen kommt und mit ihrem lateralen Ende in das Tegmen tympani übergeht.

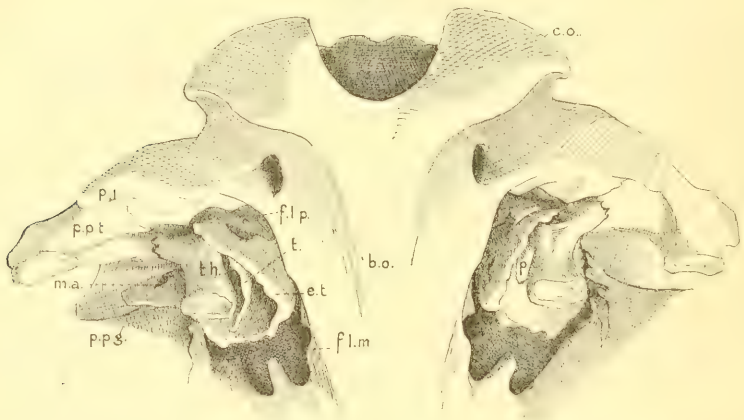
Zwischen dieser Lamelle und dem Tegmen tympani ist keine Grenze zu sehen, ferner ist sie jedoch überall durch eine Naht vom Petrosum getrennt. Sie ist demnach als ein mit dem Petrosum verwachsenes Entotympanicum zu betrachten.

Der hintere Rand des Fortsatzes des Tympanicum, welches die äußere Wand der Paukenhöhle bildet, legt sich gegen das Entotympanicum, so daß nach hinten die Paukenhöhle fast geschlossen ist; die Begrenzung ist (beim macerirten Schädel) nur unvollständig infolge des Zwischenraumes, welcher hier zwischen Entotympanicum und

Petrosum offen bleibt. Die unteren Ränder beider Bestandteile der Wand berühren sich nur in ihrem caudalen Teile; mehr nach vorn bleibt zwischen beiden ein Spalt offen, welcher im Schädel nicht geschlossen ist. Durch diesen Spalt, welcher ausschließlich durch Tympanicum und Entotympanicum begrenzt wird, und zwar wahrscheinlich nur durch seinen oralen Teil, muß die Tuba auditiva die Paukenhöhle verlassen.

In der Literatur finde ich die genannte Lamelle nirgendwo erwähnt. Nur Huxley (1864) beschreibt sie, aber betrachtet sie als einen Teil des Tympanicum; dieses bestehe aus zwei Abteilungen, einer

Fig. 62.



Rhinoceros sumatrensis Cuv., Ventralansicht, vergr. ± 2/3. An der rechten Seite fehlt das Tympanicum. *b.o.* Basioccipitale; *c.o.* Condylus occipit.; *e.t.* Entotympanicum; *f.l.m.*, *f.l.p.* For. lac. ant. und post.; *m.a.* Meatus acust. ext.; *p.* Petrosum; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.g.*, *p.p.t.* Proc. postglenoideus und posttymp.; *t.* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

vorderen und inneren (d. h. das Entotympanicum) und einer hinteren und äußeren (das Tympanicum selbst): »The tympanic element is very singularly formed. It has the shape of a very irregular hoop, open above and behind, and much thicker at its anterior superior than at its posterior superior end. The former, irregular and prismatic, is anchylosed with the periotic, just behind and above the auditory labyrinth; it then splits into two divisions, an anterior and inner and a posterior and outer. The anterior, acquiring a thick and spongy texture, curves round to form the front part of the wall of the tympanum, and then ends in a free, backwardly-directed apex, without becoming in any way connected with the periotic, or with the posterior division. The latter, much thinner and denser, curves downwards and backwards in the same way, and also

remains perfectly free, but its hinder end is prolonged into a flat process, which bends for a short way round the base of the styloid process. The outer wall of the tympanum is therefore very incomplete in the dry skull, opening forwards and downwards, first, by the fissure between the anterior branch of the tympanic and the periotic; and, secondly, by the cleft between the two divisions of the tympanic« (l. c., S. 255).

Bei alten Schädeln (*R. sumatrensis* Cuv., *R. sondaicus* Desm.) sind Tympanicum und Entotympanicum verwachsen zu einer sehr kleinen Bulla mit unebener Wand, welche auch mit dem Petrosum verschmolzen ist. Der Spalt in der unteren Wand ist viel kleiner als bei dem jüngeren Schädel, das Orificium tubae, vorn in der Bulla, demnach deutlicher begrenzt. Lateral hiervon trägt die vordere Wand der Bulla einen zugespitzten Proc. styliformis, welcher durch Verlängerung der durch das Tympanicum gebildeten Seitenwand der Paukenhöhle entsteht.

Die Bulla erreicht bei alten Schädeln hinten meistens die Basis des Proc. paroccipitalis, bei jüngeren ist sie von diesem getrennt. Das For. lacerum ant. ist sehr groß und bei jungen Schädeln durch einen Spalt zwischen Entotympanicum und Basioccipitale mit dem For. jugulare vereinigt; später sind beide Öffnungen voneinander getrennt, indem das Entotympanicum sich gegen das Basioccipitale legt und zuweilen selbst mit ihm verwächst. Das For. ovale ist mit dem For. lacerum ant. vereinigt.

Ein Sulcus oder Can. caroticus fehlt.

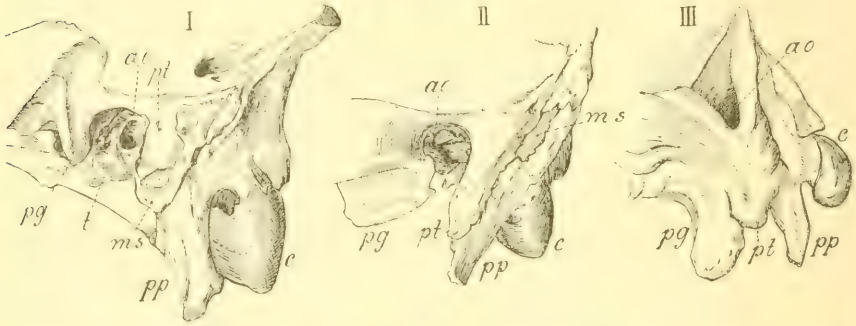
Äußerer Gehörgang.

Bei *R. sumatrensis* bildet das Tympanicum eine nach außen gerichtete, lange, unebene und dicke Lippe, welche in der Hauptsache in der unteren, teilweise auch in der hinteren Wand des äußeren Gehörganges liegt. Der proximale Teil ihrer Innenfläche bildet nur einen kleinen Recessus meatus (Fig. 61). Bei den übrigen *Rhinoceros*-Arten ist diese Lippe ebenfalls vorhanden, aber weniger entwickelt, am schwächsten ist sie bei *R. sondaicus*.

Offenbar steht dies im Zusammenhang mit der Entwicklung des »Meatus spurius«, welche gerade in der umgekehrten Reihenfolge stattfindet. Er entsteht auf folgende Weise. Das Squamosum, welches sich mit seinem caudalen Rande unmittelbar an das Exoccipitale legt und dadurch das Mastoid von der Oberfläche des Schädels ausschließt, besitzt immer einen sehr starken Proc. postglenoideus und

posttympanicus, welche mit der Superficies meatus und dem Tympanicum den Gehörgang einschließen helfen. Die Beschaffenheit dieses durch das Squamosum gebildeten »falschen Gehörganges« (s. S. 33) hat systematischen Wert. *R. sumatrensis* unterscheidet sich von den übrigen recenten Arten dadurch, »that the post-glenoid and post-tympanic processes of the squamosal do not unite below the meatus auditorius, and that the latter is, as far as the squamosal bone is concerned, a groove and not a canal, and the floor of the

Fig. 63.



Entstehung des Meatus spurius und Bedeckung des Mastoid bei *Perissodactyla*, I *Equus*, II *Tapirus*, III *Rhinoceros sondaicus*. Nach Osborn, aus Weber. *ao.* äußere Ohröffnung; *c.* Condylus occipitalis; *ms.* Mastoid; *pg.* Proc. postglenoideus; *pp.* Proc. paroccipitalis; *pt.* Proc. posttympanicus; *t.* Tympanicum.

meatus is formed solely by the tympanic; whereas in both existing one-horned species these processes (even in the new-born animal) are in contact for a considerable space, and in old animals ankylosed together, so that the squamosal completely surrounds the meatus as in the elephant [Fig. 63. III]. The African rhinoceroses conform with the Sumatran in this respect, though the groove is not so wide; so that this conformation of the squamosal may be said to characterize all the existing two-horned species« (Flower, 1876).

Auch bei den ausgestorbenen Gruppen treten dieselben Unterschiede auf und zwar so, daß größere Vollkommenheit des Meatus spurius und geringere Bedeckung des Mastoid ein Beweis größerer Spezialisierung sind. Als Merkmale des Vorläufers der *Rhinocerotidae* nennt Osborn (1898): »the external auditory meatus [spurius] was widely open below: the post-tympanic portion of the squamosal had a short styliform process; between this element and the ex-occipitals was probably a considerable exposure of the mastoid portion of the periotic bone (present in *Amynodon*, wanting in *Hy-*

rachyus) as in the *Equidae*, and the paroccipital itself extended laterally into a short process«. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung bestand dann eine Tendenz 1) den äußeren Gehörgang zu schließen durch Vereinigung von Proc. postglenoideus und posttympanicus, 2) durch engere Vereinigung von Proc. posttympanicus und Exoccipitale das Mastoid zu bedecken. So wird ein Getrenntbleiben von Proc. postglenoideus und posttympanicus angegeben für die *Hyracodontidae*, *Amynodon* und *Diceratherium*, während sie miteinander in Kontakt waren bei *Metamynodon*, *Aphelops* und *Elasmotherium*. Bei *Aceratherium* ist es nach Osborn wie bei *Rhinoceros* spezifisch verschieden, bei *A. tridactylum* Osb. sollte es selbst mit dem Geschlecht variiren[1].

Paukenhöhle.

Über die Paukenhöhle selbst läßt sich nach obiger Beschreibung wenig sagen. Eine knöcherne Tuba ist nicht zu unterscheiden. Der Recessus epitympanicus wird nach außen nicht durch das Squamosum geschlossen und zeigt vermutlich einen ähnlichen Zustand wie beim Pferd (s. S. 582).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale ist ziemlich lang, obwohl seine Endfläche ungefähr im selben Niveau liegt wie die untere Fläche der Bulla (Fig. 62). Es springt jedoch besonders ins Auge durch seine außergewöhnliche Dicke. Es ist an der gewöhnlichen Stelle hinten am Tegmen tympani lateral vom Sulcus facialis mit dem Petrosum verbunden und nach unten und etwas nach vorn gerichtet. Das Tympanicum schließt es ganz von der Begrenzung der Paukenhöhle aus, aber bildet selbst eine breite Grube, eine Vagina, in welche das Tympanohyale teilweise eingesunken ist. Diese Grube liegt in der hinteren, unteren Fläche des Tympanicum und dessen beide Teile (der äußere Gehörgang und der Fortsatz für die Begrenzung der Paukenhöhle bestimmt) beteiligen sich an ihr. Medialwärts wird die Grube noch durch das hintere Ende des Entotympanicum vervollständigt.

Der Can. Fallopii ist in seiner zweiten Abteilung offen. Bei der Wurzel des Tympanohyale biegt er ventralwärts um und geht

[1] Dieselbe Entwicklungsreihe ist zu unterscheiden bei *Titanotherium* (Osborn, 1896). Über die Wand der Paukenhöhle selbst scheint für die *Titanotheriidae* nichts bekannt zu sein.

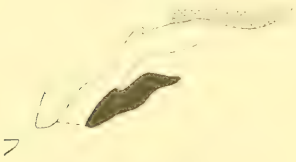
hier über in seine dritte Abteilung, welche durch Tympanohyale, Entotympanicum und Basis des Proc. paroccipitalis gebildet wird, nach innen jedoch nur dann vollständig ist, wenn, wie es bei alten Schädeln gewöhnlich der Fall ist, die Bulla die Basis des Proc. paroccipitalis erreicht. Das For. stylomastoideum ist dann ringsum eingeschlossen, im andern Falle ist es unvollkommen vom For. jugulare getrennt.

Tapiridae.

Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum von *Tapirus* (Fig. 64) ist sehr lose mit dem Schädel vereinigt und geht beim macerieren leicht verloren. Bei *T. americanus* (Fig. 65) hat es eine ähnliche Gestalt wie bei *Rhinoceros*. Die Lippe, welche den äußeren Gehörgang bilden hilft, ist

Fig. 64.



Tapirus, Frontalschnitt.

Fig. 65.

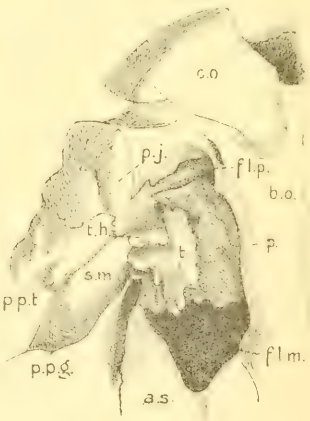


Fig. 65. *Tapirus americanus* Briss., Ventralansicht, vergr. 1/2. *a.s.* Alisphenoid; *b.o.* Basioccipitale; *c.o.* Condylus occipit.; *f.l.m.*, *f.l.p.* For. lacerum ant. und post.; *p.* Petrosum; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.g.*, *p.p.t.* Proc. postglenoideus und posttympanicus; *s.m.* Superficies meatus; *t* Tympanicum; *t.h.* Tympanohyale.

jedoch sehr kurz und auch der Fortsatz in der Wand der Paukenhöhle ist wenig entwickelt und erscheint als ein unregelmäßiger Auswuchs des Annulus, namentlich seines vorderen Schenkels, in radiärer Richtung. Am vorderen Ende des Sulcus tympanicus, medial von dem mit dem Tympanicum verwachsenen Proc. Folii, findet man einen nach innen umgebogenen, hakenförmigen Knopf, welcher an denjenigen einiger *Carnivora* und *Cervidae* erinnert, und vielleicht zum Anheften der Tuba auditiva dient.

Die innere Wand der Paukenhöhle wird ausschließlich gebildet durch das Petrosum: das Promontorium endet ventralwärts in einen hohen und dicken Kamm, dessen unterer Rand nicht höher liegt als

der des Tympanicum. Längs dem ganzen unteren Rande beider sind sie voneinander getrennt, so daß in der unteren und vorderen Wand der Paukenhöhle ein ziemlich breiter Spalt offen bleibt, dessen vorderer Teil das Ostium tymp. tubae sein muß, aber welcher ferner wahrscheinlich nur häutig geschlossen wird.

Ein freies Entotympanicum fehlt demnach, es sei denn, was nicht wahrscheinlich ist, daß es den beschriebenen Spalt auffüllt, aber so lose liegt, daß es beim macerieren immer verloren geht. Wahrscheinlicher scheint es mir, daß der obengenannte Kamm des Petrosum ein mit diesem letzten Knochen verwachsenes Entotympanicum ist: er stimmt in Lage und Gestalt ziemlich gut überein mit dem Entotympanicum von *Rhinoceros*. Eine Grenze mit dem Petrosum ist jedoch nur durch eine sehr schwache Rinne angedeutet. Nur eine ontogenetische Untersuchung könnte diese Frage lösen.

Das große For. lacerum ant. ist vereinigt mit dem For. ovale und durch einen Spalt zwischen Basioccipitale und Petrosum auch mit dem For. lacerum post. Sulcus und Can. caroticus fehlen.

Äußerer Gehörgang.

Das Tympanicum von *T. americanus* bildet durch Verbreiterung in lateraler Richtung einen Rec. meatus, welcher übergeht in eine kurze, horizontale, offene Röhre, welche den Gehörgang nur oben offen läßt.

Weiter distalwärts wird der Gehörgang nur durch das Squamosum umgeben: nach vorn durch die hintere Fläche der Fossa glenoidea und den Proc. postglenoideus, nach oben durch die Superficies meatus, nach hinten durch den Proc. posttympanicus (Fig. 63 II und 65). Proc. postglenoideus und posttympanicus sind stark entwickelt, aber berühren einander nicht, so daß kein vollständiger Meatus spurius gebildet wird. Der Proc. posttympanicus legt sich wie bei *Rhinoceros* an den Proc. paroccipitalis, aber weiter oben ist ein Teil des Mastoid zwischen Squamosum und Exoccipitale sichtbar.

Paukenhöhle.

Eine knöcherne Tuba ist natürlich nicht zu unterscheiden.

Der Rec. epitympanicus wird lateralwärts nicht durch das Squamosum begrenzt, aber eine Grube im medialen Teil der Superficies meatus macht es wahrscheinlich, daß er sich wie bei *Equus* verhält (s. Fig. 64).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale unterscheidet sich nur durch geringere Länge und Dicke von dem von *Rhinoceros* (Fig. 65). Die nur durch das Tympanicum gebildete Vagina ist sehr untief.

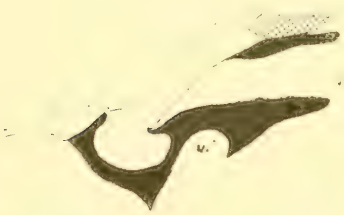
Der Can. Fallopii verhält sich wie bei *Rhinoceros*, außer daß die dritte Abteilung sehr kurz ist und nur durch Petrosum, Tympanicum und Tympanohyale gebildet wird. Diese drei Knochen umgeben also das For. stylomastoideum.

Equidae.

Wand der Paukenhöhle.

Equus (Fig. 66) hat eine vollständige, aber kleine und nicht aufgeblähte, mit dem Petrosum verwachsene Bulla, an welcher eine flache, vertikale Seitenwand und eine geneigte, wenig konvexe innere Wand zu unterscheiden sind. Beide Teile gehen unter einem scharfen Winkel ineinander über, so daß der untere Teil der Bulla gebildet wird durch einen scharfen Rand, welcher hinten beim Mastoid anfängt und von hier ab nach vorn und ein wenig nach innen gerichtet ist. Man könnte diesen Rand nach Analogie einer übereinstimmenden Leiste beim Menschen Crista petrosa nennen. Vorn setzt er sich fort in den unteren Rand eines langen zugespitzten oralwärts gerichteten Fortsatzes, den Proc. styliformis, welcher eine Fortsetzung der lateralen Wand der Bulla ist.

Fig. 66.



Equus, Frontalschnitt. *v.* Vagina Proc. hyoidei.

Die Innenwand der Bulla legt sich gegen das Petrosum, aber ist von ihm deutlich abgetrennt.

Vorn liegt zwischen den beiden Teilen der Bulla das Orificium tubae. Unmittelbar lateral von dieser Öffnung entspringt der Proc. styliformis. Nach Denker (1899) wird beim Pferd eine kurze knöcherne Tuba gebildet, deren laterale Wand durch den Proc. styliformis verlängert wird. Dieser Fortsatz dient der knorpeligen Tuba zur Stütze.

Die Genese der Bulla ist nicht genau bekannt. Ihr Äußeres zeigt jedoch so große Übereinstimmung mit dem von *Rhinoceros* (mehr speziell *R. sumatrensis*), daß es sehr wahrscheinlich wird, daß

außer dem Tympanicum auch ein Entotympanicum zu ihrer Bildung beiträgt. In diesem Falle würde das Tympanicum die äußere Wand mit dem Proc. styliformis, das Entotympanicum die innere Wand bilden[1].

Die hintere Wand der Bulla liegt dem Mastoid an. Nach innen hiervon bedeckt sie das Petrosum nur unvollständig, so daß von diesem ein beträchtlicher Teil sichtbar bleibt. Sowohl Bulla wie Petrosum bleiben vom Basioccipitale getrennt, so daß For. lacerum post. und ant. zusammen einen weiten Spalt bilden, welcher auch mit dem For. ovale vereinigt ist.

Ein Sulcus oder Can. caroticus fehlt.

Äußerer Gehörgang.

Der durch das Tympanicum gebildete zylindrische äußere Gehörgang ist eine vollständige und ziemlich lange Röhre, welche ungefähr transversal und ein wenig nach oben verläuft (Fig. 66). Die untere Wand ist an ihrem proximalen Ende etwas stärker geneigt, indem sie hier mittels einer erhabenen Leiste die Seiten- und Vorderwand der Vagina Proc. hyoidei bilden hilft.

Proc. postglenoideus und posttympanicus sind im Vergleich zu den übrigen *Perissodactyla* gering entwickelt; sie sind weit voneinander entfernt und der erstere ist außerdem von dem tympanalen Gehörgange getrennt durch einen Zwischenraum, welcher nach dem For. postglenoideum führt. Zugleich ist das Squamosum ganz vom Exoccipitale getrennt und das Mastoid demnach vollständig unbedeckt (s. Fig. 63, I).

Paukenhöhle.

Die Höhle der Bulla ist lateralwärts unter dem Trommelfell ein wenig nach außen ausgedehnt, wodurch der Anfangsteil des äußeren Gehörganges etwas in die Paukenhöhle vorragt. Von diesem vorspringenden Teile strahlen eine Anzahl Leisten aus, welche sich von der Wand der Bulla erheben und diese unvollständig in Zellen teilen, von den Veterinäranatomen, natürlich irrtümlich, »Cellulae mastoideae« genannt.

[1] Es scheint, daß *Palaeotherium* mehr mit *Tapirus* übereinstimmte: »l'os de la caisse parait être tombé facilement, comme dans le tapir« (Cuvier, Oss. foss., V, pag. 99). Auch mit andern ausgestorbenen Formen ist dies wahrscheinlich der Fall gewesen.

»Der Meatus auditorius externus,« sagt Hyrtl (1845), ». . . kommunizirt durch einen Längenschlitz, der nur durch das Integument verschlossen wird, mit einer kleinen Nebenhöhle des Tympanum's, die den Kopf des Hammers und Amboses aufnimmt.« Diese Nebenhöhle ist nichts andres als der ziemlich große Rec. epitympanicus, welcher sich nach der Beschreibung von Denker über dem Gehörgange lateralwärts erstreckt (Fig. 66). Der Längsschlitz ist demnach als eine Incisura tympanica zu betrachten, welche geschlossen wird durch die Pars flaccida und das Integument, welches das Lumen des Gehörganges bekleidet; außer durch diese Incisur wird der Recessus lateralwärts durch den knöchernen Gehörgang geschlossen, während das Squamosum ausschließlich die obere Wand zu bilden scheint.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale ist ungefähr ebenso lang wie bei *Rhinoceros*, aber dünner und erreicht den unteren Rand der Bulla nicht. Die durch das Tympanicum gebildete Vagina ist so tief, daß ihre Ränder sich hinter dem Tympanohyale vereinigen und so eine ringsum geschlossene Röhre gebildet wird. Nach innen wird diese begrenzt durch die Seitenwand der Bulla, nach vorn und außen durch den zylindrischen Gehörgang und eine Leiste auf ihrer unteren Wand.

Bei einem Fötus (von *Equus caballus*) finde ich das craniale Ende des Reichertschen Knorpels sehr dick und ganz nach außen vom Annulus gelegen, wie Vrolik es beschreibt für Rind und Schwein.

Die Spitze des Tympanohyale ist nach den Beschreibungen (z. B. von Fränck, 1892/94) durch Knorpel mit dem Stylohyale vereinigt, welches ferner nur durch einen Muskel (Musc. stylomastoideus) mit dem Proc. paroccipitalis verbunden ist. Das Hyoid ist also protrematisch.

Innerhalb der Paukenhöhle läuft der Facialis durch eine Rinne. Der letzte Teil des Can. Fallopii und das For. stylomastoideum werden natürlich nicht durch das Tympanohyale begrenzt, aber statt dessen durch die hintere Wand der Vagina; nach innen beteiligt sich ein Teil der Bullawand (wahrscheinlich wie bei *Rhinoceros* das Entotympanicum), und ferner das Mastoid (und nicht wie Denker, 1899, angibt der Proc. jugularis) an der Begrenzung.

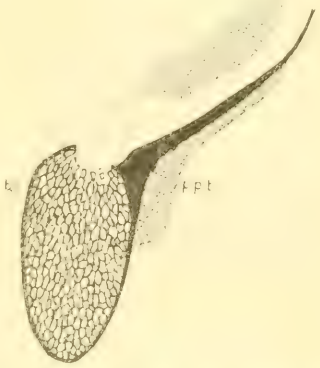
2. Artiodactyla.

Suidae.

Bulla ossea.

Es ist eine Bulla ossea vorhanden, welche stets gut entwickelt, bei *Sus* (Fig. 67) und *Babirussa* jedoch am größten ist. Sie ist gewöhnlich am längsten in vertikaler Richtung, aber so, daß ihre Längsachse ein wenig schräg steht und die Spitze der Bulla mehr nach vorn liegt als die Basis. Nur bei *Dicotyles* (Fig. 68) ist die Bulla niedrig und ragt nicht oder (bei jungen Tieren) wenig unter der Fossa glenoidea hervor; ihre Höhe ist hier ungefähr gleich ihrer Breite und die Bulla ist nicht seitwärts zusammengedrückt. Bei allen übrigen recenten Genera ragt die Bulla weit unter der Fossa glenoidea hervor, und ist sie mehr oder weniger seitwärts zusammengedrückt. Die Spitze ist bei *Dicotyles*, *Sus* und *Babirussa* meistens schwach, bei *Potamochoerus* stark zugespitzt, während sie bei *Phacochoerus* durch die starke Abplattung der Bulla kammförmig geworden ist.

Fig. 67.



Sus, Frontalschnitt (weil die Grenze zwischen Tympanicum und Entotympanicum nicht zu bestimmen ist, ist die Bulla dargestellt als wäre sie ganz durch das erstere gebildet). *b.o.* Basioccipitale; *p.p.t.* Proc. posttymp.

Von der Schädelbasis ist die Bulla getrennt durch das kleine For. lacerum posterius, das größere For. lacerum anterius und durch das For. ovale, welches nicht ringsum geschlossen ist, sondern nur einen Einschnitt bildet in dem hinteren Rand des Alisphenoid und gewöhnlich durch ein Fortsätzchen des letzteren nur unvollständig vom For. lacerum anterius getrennt ist. For. lacerum anterius und posterius sind durch einen schmäleren oder weiteren Spalt verbunden. Hinten stößt die Bulla gegen die Basis des Processus paroccipitalis, außer bei *Dicotyles*, wo zwischen beiden ein Zwischenraum offen bleibt. Mit dem Petrosum ist der Rand der Bulla nicht verwachsen, aber ein Spalt zwischen beiden, den Huxley (1864, S. 256) erwähnt, besteht nicht.

Da, wie schon erwähnt, die Längsachse der Bulla etwas nach vorn gerichtet ist, bedeckt die vordere obere Wand der letzteren

das zwischen ihr und Petrosum gelegene Ostium tympanicum tubae. Diese Wand der Bulla besitzt eine schwache Rinne (Sulcus tubarius), welche die untere Wand der knöchernen Tuba bildet. Diese letztere wird durch Denker (1899) für *Sus scrofa* beschrieben als ein zylindrischer Kanal, »welcher auf der äußeren Fläche der vorderen inneren Paukenkapselwand aufliegend, in der Richtung nach vorn innen und wenig nach abwärts zieht. Während ihr Dach durch ein von der unteren Fläche des Os petrosum nach vorn innen vorspringendes Knochenplättchen gebildet wird, gehören die übrigen Tubenwände der Bulla ossea, also dem Os tympanicum an. Diese letzteren überragen die obere Wand nach dem pharyngealen Ende zu erheblich; das Dach dagegen setzt sich nach dem Cavum tympani zu bis zu der vorderen inneren Umrandung der Fossa pro tensore tympani fort, während die untere, die äußere und die innere Wand 1—2 mm vor dem Trommelfellrahmen endigen«. An der kleinen Bulla von *Elotherium* beschreibt Leidy (1869) einen langen Proc. styliformis.

Fig. 68.

Dicotyles tajacu L., Ventralansicht, etwas verkl. *b.* Bulla; *f.l.m.*, *f.l.p.* For. lacerum ant. und post.; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.f.* Proc. paroccipitalis; *p.p.g.*, *p.p.t.* Proc. postglenoideus und posttymp.; *v.* Vagina.

Ein Canalis oder Sulcus caroticus fehlt.

An der Genese der Bulla des Schweines beteiligt sich nach Parker (1874) außer dem Tympanicum ein »Os bullae«. Er beschreibt es bei einem Embryo von 6 inches Länge folgendermaßen: »It will be seen in the lower view that there is an additional bone clinging to the inner edge of the tympanic; this wedge and two smaller ossicles which I shall describe in the next stage are the feeble counterparts of the auditory ‚bulla' of the ‚Felidae' and their congeners.« Beim folgenden Stadium (neugeborene Tiere) wird das kleinste der beiden kleinen »Ossa bullae« beschrieben und abgebildet als gegen die Chorda tympani in der Höhe der Fenestra cochleae liegend, während das andre unten gegen das Petrosum zu liegen scheint, »in front of the Stylohyal«. Die Bedeutung dieser beiden Knöchelchen ist dunkel; soweit sich aus der wenig deutlichen Beschreibung schließen läßt, scheinen sie jedenfalls nur eine sehr untergeordnete Rolle in der Bildung der Bulla zu spielen. Inwiefern

das größte der drei »Ossa bullae« sich hieran beteiligt und ob es die ganze Wand der Paukenhöhle bildet oder auch das Tympanicum hierzu beiträgt, läßt sich aus Parkers Beschreibung ebensowenig schließen. Auf der Abbildung, welche er von dem Kopfe des Embryo von 6 inches gibt, ist das Entotympanicum klein und beim folgenden Stadium, welches er beschreibt (nämlich das neugeborene Tier) wird es nicht mehr erwähnt. Ich selbst habe vergebens danach gesucht bei Embryonen verschiedener Größe; in jüngeren Stadien besteht ein Zwischenraum zwischen Annulus und Petrosum, welcher durch Bindegewebe geschlossen ist; diese Wand verknöchert bald, aber eine Grenze zwischen dieser Verknöcherung und dem Tympanicum habe ich nicht finden können. Das Entotympanicum bleibt demnach jedenfalls nur sehr kurze Zeit frei.

Auch scheint der Verknöcherung kein Knorpelstadium vorherzugehen. Auch Parker sagt übrigens: »the bullar ossifications are found in a very soft stroma of connective tissue and not in thin cartilage«. Hiermit wird Hallmanns Angabe: »Der Pauckenring . . . liegt in einem gewissen Alter des Embryo in einem Knorpel, der schon die Form der Bulla hat«, widerlegt.

Die Bulla von *Sus* ist anfänglich relativ viel niedriger und dadurch viel normaler gebildet als es später der Fall ist.

Äußerer Gehörgang.

Der sehr lange zylindrische äußere Gehörgang läuft hinten längs der Wurzel des hohen Proc. zygomaticus in schräger Richtung stark aufwärts, so daß der Porus acusticus nach oben sieht (Fig. 67).

Seine Wand besteht, wie es scheint, nur teilweise aus dem Tympanicum: bei *Dicotyles* werden gewiß nur untere und hintere Wand durch das Tympanicum gebildet und auch bei *Sus* scheint, wie Denker angibt, das Dach durch das Squamosum gebildet zu werden. Da der tympanale Teil jedoch vollständig mit dem Squamosum verwachsen ist, sind die Grenzen meistens nicht mit Sicherheit zu bestimmen.

»Die obere Gehörgangswand,« schreibt Eschweiler (1904) von dem Schwein . . . zeigt nahe dem Trommelfellfalz einen Ausschnitt von beträchtlicher Größe, so daß hier am Weichteilpräparat nur eine häutige Wand des Gehörganges vorhanden ist.« Diese häutige Wand ist (wie auch Eschweiler bemerkt) natürlich nichts andres als eine Pars flaccida, der Ausschnitt eine Incisura tympanica.

Außerdem wird der ganze Gehörgang umgeben durch das Squa-

mosum mit Hilfe eines stark entwickelten Proc. posttympanicus, welcher sich unter dem Gehörgang dem hinteren Rande der Fossa glenoidea anlegt und mit ihm verwächst, während seine Spitze sich noch weiter ventralwärts erstreckt längs der Seitenwand der Bulla und der Basis des Proc. paroccipitalis und mit der ersteren (gewöhnlich auch mit der letzteren) ebenfalls verschmilzt. Durch die Verwachsung von Proc. jugalis und posttympanicus entsteht demnach ein Zustand, welcher zu vergleichen ist mit einem Teil der *Rhinocerotidae*, jedoch mit diesem Unterschied, daß bei den letzteren der Meatus spurius durch die Verwachsung des Proc. posttympanicus mit dem Proc. postglenoideus entsteht, während bei den *Suidae* die Verwachsung mit dem Proc. zygomaticus stattfindet über der Gelenkfläche. Ein Proc. postglenoideus ist nur bei *Dicotyles* vorhanden, aber ragt hier frei unter dem falschen Gehörgange hervor.

Auch darin, daß durch Vereinigung von Squamosum und Exoccipitale das kleine Mastoid von der Außenfläche des Schädels ausgeschlossen wird, besteht Übereinstimmung mit *Rhinoceros*, aber auch mit andern *Ungulaten*. Bei *Elotherium* war das Mastoid nach der Beschreibung von Scott (1898[b]) äußerlich sichtbar.

Die verwachsenen Proc. zygomaticus und posttympanicus schließen sich unmittelbar an die Seiten der Bulla an, so daß der zylindrische Gehörgang von seinem Ursprung ab durch das Squamosum eingeschlossen wird. Nur bei *Dicotyles* bleibt zwischen den genannten Fortsätzen und der unteren Wand des tympanalen Gehörganges ein Kanal offen, welcher einerseits nach außen mündet durch ein Foramen unter der äußeren Gehöröffnung, anderseits durch eine lateral von der Bulla gelegene Öffnung. Turner (1848) scheint diese letztere Öffnung verwechselt zu haben mit einem For. postglenoideum, welches er für *Dicotyles* angibt; ich kann wenigstens ebensowenig wie Cope und Kopetsch bei *Dicotyles* ein solches Foramen finden; auch bei den übrigen recenten Genera fehlt es.

Paukenhöhle.

Die Bulla ist bei den recenten Genera feinzellig; die Zellen kommunizieren durch zahlreiche Öffnungen mit der Paukenhöhle (Fig. 67). Wie Scott (1899, S. 28) bemerkt, ist diese Struktur sehr wahrscheinlich unabhängig entstanden von der der *Tylopoda* und *Tragulidae*, da der tertiäre *Perchoerus* eine hohle Bulla besaß. Auch die kleine Bulla von *Elotherium* war hohl (Scott, 1898[b]).

Die Zwischenwände in der Bulla von *Sus* entstehen nicht

sekundär, sondern sind schon vom ersten Anfange der Aufblähung an vorhanden.

Den Rec. epitympanicus beschreibt Denker (1899) bei *Sus scrofa* folgendermaßen: „Von dem lateralen Rande des Halbkanals für den Nervus facialis und der äußeren Umgrenzung der Fossa pro tensore tympani durch eine schmale Knochenbrücke getrennt, befindet sich über dem medialen Ende der oberen Gehörgangswand eine frei mit der Paukenhöhle communizierende Höhle, welche als Recessus epitympanicus aufzufassen ist. Nur ein kleiner Teil des Daches dieses Hohlraums gehört dem Os petrosum an; der Hauptsache nach wird dieselbe gebildet durch das Os squamosum, das sich von außen unter das Felsenbein vorschiebt. Ein Sinus epitympanicus fehlt demnach (Fig. 67).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Zwischen Bulla, Proc. posttympanicus und Proc. paroccipitalis wird der Eingang eines vertikalen Kanals gefunden, welcher nur bei *Dicotyles* nicht vollständig vom For. lacerum post. getrennt ist, indem der Proc. paroccipitalis hier nicht an die Bulla stößt (Fig. 68). Der Facialis, welcher aus der Apertura tympanica can. facialis gekommen auf die gewöhnliche Weise in einem Sulcus durch die Paukenhöhle läuft und diese zwischen Bulla und Petrosum verläßt, tritt daraufhin durch diesen Kanal nach außen.

In demselben Kanal oder in einer mit ihm zusammenhängenden tieferen oder untieferen (bei *Dicotyles* zuweilen selbst ganz abgetrennten) Rinne (Vagina) in der hinteren Bullawand ragt mehr nach innen auch das lange und, namentlich im Vergleiche mit den meisten übrigen *Ungulaten*, dünne Tympanohyale hervor, welches auf die gewöhnliche Weise vom Periotieum entspringt und in seiner ganzen Länge frei ist. Es bricht leicht ab und fehlt bei macerierten Schädeln öfters.

Vrolik (1872) gibt an, daß bei dem Embryo des Schweines das proximale Ende des Zungenbeinbogens nach außen vom Annulus tympanicus liegt, also gerade so, wie ich es für das Pferd erwähnt habe (S. 582). Nachdem er hervorgehoben hat, daß beim Menschen der Annulus nach außen vom Zungenbeinbogen liegt, verfolgt er: „Beim Rind und beim Schwein ist das Verhältniss anders. Bei diesen Thieren liegt das Homologon des erwähnten Knorpelstieles über dem Annulus tympanicus, es ist die Lage also gerade umgekehrt wie beim Menschen. Beim Schwein erreicht der Annulus einen bedeutenden

Umfang und umwächst den Stiel.« Der Unterschied ist jedoch weniger groß als Vrolik meint: der allererste Teil des Reichert-schen Knorpels ist auch beim Schwein noch nach innen von der Spitze des hinteren Schenkels des Annulus gelegen, wie beim Menschen, aber schon bald biegt es sich hinten um ihn herum. Wir finden hier demnach einen Übergang zwischen dem allgemeinen Zustande des Menschen und andrer Säugetiere und dem modifizierten des Pferdes.

Parker (1871, S. 322) sagt, daß das Tympanohyale des Schweines wahrscheinlich von zwei Nuclei aus verknöchert, Ficalbi (1886/87, S. 121) erwähnt aber nur einen Knochenpunkt.

Hippopotamidae.

Bulla ossea.

Die Bulla von *Hippopotamus amphibius* L. zeigt ihrer Form nach den Typus der *Suidae*, ist aber nicht wie bei diesen in einer Richtung ungefähr quer auf die Längsachse des Schädels zusammengedrückt, sondern mehr von innen und hinten nach außen und vorn; die beiden abgeplatteten Seitenflächen sind getrennt durch den ziemlich scharfen unteren Rand der Bulla, welche nach vorn in eine gewöhnlich lange, schräg nach unten gerichtete, nach hinten in eine kürzere Spitze endet. Die Bulla ragt wenig unter der Fossa glenoidea hervor. Beim jungen Tiere, wo sie noch nicht zusammengedrückt ist, hat sie dadurch mehr Ähnlichkeit mit der von *Dicotyles*.

Zwischen Schädelbasis und Bulla bleibt ein weiter Spalt offen, gebildet durch die vereinigten Foramina lacera, von welchen das For. ovale nicht getrennt ist. Lateral vom For. lacerum posterius ist die hintere Wand der Bulla mit der inneren Wurzel des Proc. paroccipitalis verwachsen.

Für den jungen *Hippopotamus* gilt, was Huxley für das Schwein angibt, daß nämlich der innere Rand der Bulla eingerollt ist und durch einen weiten Spalt vom Petrosum getrennt. Auch Gratiolet (1867, S. 344) erwähnt es. Bei erwachsenen Schädeln scheint dieser Spalt, wiewohl relativ enger geworden, noch vorhanden zu sein.

Wie bei den *Suidae* bildet die vordere, obere Wand der Bulla eine untere Wand für die Tuba auditiva und hat dafür eine Längsrinne, welche schräg nach vorn und innen läuft und namentlich lateralwärts durch eine niedrige erhabene Leiste der Bulla eingeschlossen wird.

Ein Can. caroticus fehlt.

Ob wie bei *Sus* außer dem Tympanicum sich auch ein Entotympanicum an der Bildung der Bulla beteiligt, ist nicht bekannt. Wohl erwähnt Gratiolet in seiner Beschreibung eines Fötus kurz vor der Geburt etwas, das daran denken läßt: »La caisse est composée de deux parties distinctes: 1° le conduit auditif externe; 2° le tambour proprement dit. Ces deux parties m'ont paru constituées chacune par un os particulier« (l. c., S. 176). Es ist jedoch nicht wahrscheinlich, daß Gratiolet hier ein Entotympanicum beobachtet hat: hiermit wäre nämlich nicht in Übereinstimmung, daß die Grenze zwischen Bulla und Gehörgang gelegen ist.

Äußerer Gehörgang.

Die Bulla geht nach außen hin über in einen zylindrischen äußeren Gehörgang. Wiewohl dieser schon bei einem jungen Schädel mit dem Squamosum verwachsen ist, ist hier noch deutlich zu beobachten, daß er ringsum durch das Tympanicum eingeschlossen wird; ferner ist er beim jungen Tiere zwar stark aufwärts gerichtet, aber noch kurz und nur hinten, oben und vorn durch das Squamosum umgeben, ohne davon durch einen Meatus temporalis getrennt zu sein (ein For. postglenoideum fehlt, auch beim jungen Schädel).

Beim erwachsenen Tiere ist der Gehörgang sehr lang und schmal und schließt mit einer besonders kleinen äußeren Gehöröffnung. Dicht am Trommelfell erweitert er sich plötzlich (Gratiolet): ein Recessus meatus ist demnach vorhanden. Ferner wird der Gehörgang im erwachsenem Zustande fast ganz durch das Squamosum umgeben, indem die schon beim jungen Schädel vorhandenen Proc. postglenoideus und posttympanicus einander unter dem Gehörgange fast erreichen; zwischen beiden bleibt jedoch ein schmaler Spalt offen, in welchem der scharfe untere Rand eines hohen Kammes zutage tritt, welcher sich über die ganze Länge der unteren Wand des tympanalen Gehörganges erhebt und sich medialwärts in den scharfen unteren Rand der Bulla fortsetzt. Infolge dieses Kammes ist die Richtung des Gehörganges scheinbar stark nach außen ansteigend, in Wirklichkeit ist dies nicht der Fall: »La direction de ce conduit est loin d'être indiquée par la courbure extérieure de l'os dans lequel il est creusé, cet os devenant de plus en plus épais en allant de dehors en dedans, si bien qu'à son extrémité interne, la paroi inférieure du conduit offre près d'un centimètre et demi d'épaisseur. La direction du conduit auditif est presque transversale,

en offrant néanmoins une légère courbure à convexité inférieure (Gratiolet).

Es besteht demnach ein Unterschied mit den *Suidae*, bei welchen vorerst der falsche Gehörgang ganz geschlossen ist und außerdem der Proc. postglenoideus, wenn vorhanden, sich nicht an dessen Begrenzung beteiligt. Bei *Hippopotamus* ist dieser Fortsatz jedoch nur schwach entwickelt und nicht viel mehr als die etwas nach unten umgebogene innere hintere Wand der Fossa glenoidea.

Das Squamosum legt sich auch bei *Hippopotamus* an das Exoccipitale und schließt dadurch, auch schon beim Fötus (Gratiolet, l. c., S. 179), das Mastoid von der Schädeloberfläche aus.

Paukenhöhle.

Die Paukenhöhle wird durch Cuvier (Anat. Comp., III, S. 521) in der folgenden Weise beschrieben: »Dans l'hippopotame, la caisse proprement dite est extrêmement petite; mais elle communique par un trou avec une seconde cavité, divisée dans son intérieur en un grand nombre de cellules irrégulières.«

Zweifelhaft erscheint die Mitteilung von Gratiolet, daß (bei einem jungen Tier) die Zellen der Bulla nicht mit der Paukenhöhle kommunizierten.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Zwischen Proc. paroccipitalis, Proc. posttympanicus und hinterer Wand der Bulla findet man wie bei den *Suidae* das For. stylomastoideum. Nach innen von ihm ragt die Spitze des dicken und langen Tympanohyale hervor. Dieses wird zum Teil durch eine Rinne der Bulla umgeben, welcher eine solche des Exoccipitale entspricht, und ist nach der Regel der *Ungulaten* nur an seiner Basis mit dem Petrosum vereinigt, übrigens frei.

Oreodontidae.

Bulla ossea.

Die Eigenschaften der Bullae der *Oreodontidae* sind gut bekannt, besonders durch die Untersuchungen von Scott (1890), welchen denn auch die folgende Übersicht großenteils entnommen ist.

Die Bullae haben dieselbe Lage wie die der *Ruminantia* (Leidy, 1869) und stimmen hiermit auch in ihrer allgemeinen Gestalt beiein. Sie sind sehr verschieden in der Größe. Große Bullae

stoßen an die Schädelbasis, kleine sind davon durch einen Spalt getrennt. Bei *Oreodon* kommen im selben Genus alle Unterschiede vor: »die Bullae sind von sehr verschiedener Größe je nach der Species; bei manchen (z. B. O. Culbertsoni) sind dieselben winzig klein, bei anderen (z. B. O. major, O. auritus) sehr groß, noch andere zeigen Bullae von Mittelgröße. Auf Grund dieser Verschiedenheiten hat man zwei Genera aufgestellt, von denen Oreodon die mit kleinen Paukenknochen versehenen Species enthalten soll, Eucrotaphus die Species mit groß aufgetriebenen Bullae. Meiner Ansicht nach ist der groß aufgetriebene Paukenknochen die ursprüngliche Form, die sich bei manchen Species rückgebildet hat. Diese Meinung stützt sich auf folgende Thatsachen: 1) Bei allen anderen Gattungen der Oreodontinae, eben so wie bei allen Agriochoerinae ist die Bulla gut entwickelt; 2) die ältesten bekannten Species von Oreodon aus den niedersten Stufen der White-River-Ablagerungen weisen die große Bulla auf[1]; 3 wenn man eine umfangreiche Reihe von Oreodonschädeln untersucht, so findet man alle mögliche Übergangsstadien, nicht nur der Paukenknochen, sondern auch der damit verbundenen Veränderungen des Hinterhauptes und der Processus paroccipitale. Angesichts dieser Thatsachen scheint es mir festgestellt zu sein, daß die aufgetriebene Bulla ein ursprüngliches Merkmal der Oreodontiden ist und daß die bei manchen Species vorkommende Rückbildung eine Abweichung ist, die aber nicht lange fortbesteht, da schon in der John Day-Formation keine Art der in diesen Ablagerungen vertretenen Genera die rückgebildeten Paukenknochen aufweist« (Scott, 1890).

Diese Reduktion erinnert an die, welche bei den *Cervidae* vorkommt. Jedoch meint Scott (1899, S. 90) selbst, daß *Protoreodon*, welchen er als Stammform der *Oreodontinae* betrachtet, eine sehr kleine Bulla hatte (durch Beschädigung der Schädel ließ sich dies nicht mit Sicherheit bestimmen). In allen andern bekannten Fällen, außer *Merycochoerus*, wo sie verschieden in Größe sind (wiewohl nie so stark reduziert wie bei vielen *Oreodon*-Arten, und *Mesoreodon*, wo sie nach Scott (1894) beim ♂ größer gewesen zu sein scheinen als beim ♀, waren die Bullae gut entwickelt (*Agriochoerus*, *Merychyus*); riesig groß waren sie bei *Leptauchenia* und *Cyclopidius*.

Mit dem Größenunterschied scheinen die andern später bei den

[1] Osborn and Wortman (1894) widersprechen dieser Ansicht: nach ihnen sind gerade die Species mit kleiner Bulla älter.

Cervidae zu nennenden Unterschiede im allgemeinen zusammen zu gehen. So sind nach den Abbildungen von Scott und von Osborn and Wortman (1894) die großen Bullae von *Oreodon bullatus* Leidy und *O.* (*Eporeodon*) *major* Leidy seitwärts zusammengedrückt, die noch größeren von *Cyclopidius emydinus* Cope jedoch nicht. Die kleinen Bullae von *O. culbertsoni* Leidy sind »rugged in contradiction to the large, smooth, rounded form found in the later species« (Osborn and Wortman). Die Vagina des Hyoid scheint sich, nach einer kurzen Mitteilung von Scott (1894, S. 130), daß nämlich das Tympanohyale von *Mesoreodon* ist »inserted into a depression upon the outer side of the auditory bulla«, und nach den Abbildungen von Osborn and Wortman zu urteilen, ebenfalls an die Merkmale zu halten, welche sie bei den *Cervidae* hat. Zuweilen auch scheint sie das Tympanohyale ringsum einzuschließen; dies meine ich außer aus den Abbildungen aus dieser Beschreibung schließen zu können: »At the base of the paroccipital process, on the side looking towards the postglenoid, are seen two fossae, separated from each other by a well-marked lamina of bone extending out from the paroccipital; in the anterior of these fossae is found the point of articulation of the tympanohyal element of the hyoid arch, while in the posterior fossa is seen the external opening of the stylomastoid foramen« (Osborn and Wortman). Hieraus geht nämlich hervor, daß das Foramen stylomastoideum vom Tympanohyale getrennt ist, was bei den recenten *Ruminantia* nur stattfindet, wenn die Vagina ganz geschlossen ist.

Ein Proc. styliformis wird durch Leidy genannt bei der kleinen Bulla von *O. culbertsoni*. Die Tuba ossea verhält sich übrigens nach demselben Autor ungefähr wie bei den *Cervidae*.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang wird wie die Bulla durch das Tympanicum gebildet. Es ist eine kürzere oder längere nach oben und außen, zuweilen auch nach hinten verlaufende Röhre, welche, besonders nach den Abbildungen von Scott zu urteilen, immer ringsum geschlossen zu sein scheint; dies ist in Übereinstimmung mit den meisten *Ruminantia* mit großer Bulla und mit *Hippopotamus*. Auf die Übereinstimmung, die in der Lage des Gehörgangs zwischen diesem letztgenannten Genus und *Merycochoerus* besteht (besonders dadurch, daß dieser sich mit *Leptauchenia* und *Cyclopidius* durch einen längeren Gehörgang unterscheidet), wird auch durch Scott (1890) hingewiesen.

Ein Kamm auf der unteren Wand, welcher bei den *Artiodactyla* so allgemein ist und die Vagina einschließen hilft, scheint auch bei den *Oreodontidae* nicht ganz zu fehlen; Scott bildet ihn wenigstens bei *O. bullatus* deutlich ab (l. c., Taf. XIII Fig. 6).

Proc. posttympanicus und namentlich postglenoideus sind viel stärker entwickelt als bei den *Ruminantia* und die *Oreodontidae* stimmen hierin viel mehr mit den *Perissodactyla* als mit den *Artiodactyla* überein. Bei dem primitiven Genus *Protoreodon*, welches durch einen besonders langen und schmalen Occipitalteil des Schädels gekennzeichnet ist, stehen damit im Zusammenhange Proc. postglenoideus und posttympanicus weit voneinander ab. Ebenso bei *Leptoreodon* (Wortman, 1898, Fig. 1). *Agriochoerus*, welcher gleichfalls noch auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen geblieben ist, behält den langen Schädel, wiewohl die Entfernung zwischen beiden Fortsätzen geringer geworden zu sein scheint (Scott, 1890, Taf. XIV Fig. 11). Das Mastoid scheint (nach derselben Figur zuweilen noch ganz äußerlich sichtbar zu bleiben, bei andern Arten jedoch Neigung zur Reduktion zu haben.

Während also die *Protoreodontinae* und *Agriochoerinae* hierin mit *Equus* unter den *Perrissodactyla* zu vergleichen sind, ist bei den übrigen Genera, die Unterfamilie der *Oreodontinae* bildend, das Hinterhaupt verkürzt und sind Proc. postglenoideus, posttympanicus und paroccipitalis dadurch einander mehr genähert, so daß man hier dieselbe Entwicklungsrichtung findet wie unter den *Perissodactyla* in der Reihe: *Equus* — *Tapirus* — *Rhinoceros*. Bei *Oreodon* tritt das Mastoid noch zutage, bei den übrigen Genera (nur bei *Mesoreodon* und *Merycochoerus* erwähnt Scott es nicht) ist dies nicht mehr der Fall, sondern ist es durch die Verbindung von Exoccipitale und Squamosum von der Oberfläche des Schädels ausgeschlossen. Zugleich fangen (noch nicht bei *Merychyus* die Spitzen von Proc. postglenoideus und posttympanicus an sich einander zu nähern, so daß sie sich bei *Merycochoerus* berühren, bei *Leptauchenia* und *Cyclopidius* endlich nach den Abbildungen zu urteilen einen vollständigen Meatus spurius bilden. Hiermit haben die *Oreodontidae* in dieser Hinsicht dieselbe Höhe erreicht wie einige *Rhinocerotidae*: dadurch, daß dabei der echte Gehörgang nicht reduziert ist, unterscheiden sie sich jedoch von diesen letzteren und nähern sich hierin mehr den übrigen *Artiodactyla*.

Paukenhöhle.

Die Bulla ist immer hohl, nie mit schwammigem Knochengewebe gefüllt (Scott, 1890, S. 377).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale scheint auch in seiner Lage (s. S. 592) nicht von dem gewöhnlichen Zustande der *Ruminantia* abzuweichen. Scott (1894 beschreibt es für *Mesoreodon* als »a short, stout cylindrical bar«.

Das For. stylomastoideum hat dieselbe Lage wie bei den Hirschen (Leidy, l. c.).

Camelidae[1].

Bulla ossea.

Die hohe Bulla von *Camelus* und *Lama* (Fig. 69 und 70), welche wie bei allen *Ruminantia* durch das Tympanicum gebildet wird (oder wenigstens mit ihm ein Ganzes bildet), schließt medialwärts

Fig. 69.

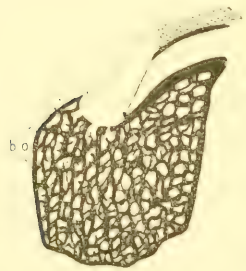


Fig. 70.

Fig. 69. *Lama*, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale.

Fig. 70. *Lama* spec., Ventralansicht, etwas verkl. *b.* Bulla; *c.c.* Can. caroticus; *f.g.* For. postglenoideum; *f.l.m.*, *f.l.p.* For. lacerum ant. und post.; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *s.t.* Sulcus tubarius; *v.* Vagina.

zwischen beiden For. lacera an das Basioccipitale an, nach vorn an das Squamosum und nach hinten an die Basis des Proc. paroccipitalis. Ihr Innenrand liegt dem Petrosum an.

Die Bulla hat gewöhnlich eine unebene Oberfläche, ist aber bei *Lama* zuweilen mehr aufgebläht und dann glattwandig. Sie hat eine

[1] Einschl. *Protoceras.*

eigentümliche Gestalt dadurch, daß sie sich unten längs dem äußeren Gehörgang ausbreitet und die untere Wand desselben aufbläht. Auf der Grenze dieses Teiles und der eigentlichen Bulla ist das Tympanohyale tief in sie eingesenkt. Hierdurch kommt eine Vagina zustande, welche medialwärts begrenzt wird durch den hinteren Teil der Bulla, lateralwärts durch den äußeren Gehörgang und namentlich durch seine aufgeblähte untere Wand, die ungefähr gleich hoch ist wie der übrige Teil der Bulla. Das ganze Tympanicum bekommt dadurch die Gestalt eines V, von welchem der innere Schenkel durch die meistens etwas von links nach rechts zusammengedrückte, eigentliche Bulla, der laterale durch die Aufblähung des Gehörgangs gebildet wird, während zwischen beiden Schenkeln die Rinne des Hyoid liegt. Hinten wird diese Rinne bei erwachsenen Schädeln ganz geschlossen, indem ihre Ränder einander erreichen und miteinander verwachsen können. Die Seitenwände der Bulla stehen vertikal; die äußere Wand geht nach oben direkt in die äußere Gehöröffnung über.

Bei jungen Tieren ist die Vagina noch untief und die Bulla noch weniger abnormal gebildet. Die untere Wand des Gehörganges ist jedoch schon von Anfang an aufgebläht.

Auch in der phylogenetischen Entwicklung der *Camelidae* kann man nach Wortman (1898) die abweichende Gestalt der Bulla der recenten Arten allmählich entstehen sehen: schon bei *Poëbrotherium* besteht sie aus den beiden gleichen Teilen wie bei *Camelus*, aber der innere Teil ist viel größer als der äußere, und die Rinne für das Tympanohyale beträchtlich; *Gomphotherium*, wo beide Teile ungefähr gleich groß sind und die Rinne tiefer, bildet einen Übergang zu den beiden recenten Genera. Scott (1891[a]) beschreibt die Tympanica bei *Poëbrotherium* als: »inflated into enormous bullae, which in both species of Poëbrotherium are relatively much larger than in the recent genera, and are more rounded. In the small species, P. Wilsoni, they are larger and less compressed than in P. labiatum, and in both the long diameter is directed nearly parallel to the cranial axis, while in the modern forms it is placed at a wide angle with it«. Enorm groß und einander in der Medianlinie des Schädels berührend waren auch die Bullae von *Hypisodus* (Matthew, 1901).

Bei andern fossilen Genera, welche zu den Verwandten von *Camelus* gehörten, war die Bulla kleiner: so bei *Leptomeryx* und im besonderen auch bei *Protoceras*: »The tympanic is much like that of *Moschus*; the exceedingly small bulla is but seldom well preserved, so that it is not surprising that Marsh should have con-

cluded that ‚there were apparently no auditory bullae'« (Scott, 1895[b], S. 312).

Das Ostium tymp. tubae liegt zwischen Petrosum und Bulla. Die vordere Wand der letzteren hat eine untiefe Längsrinne, welche einen Teil der Wand eines unvollkommenen knöchernen Kanals für die Tuba Eust. bildet; dorsal wird er zum Teil durch das Alisphenoid geschlossen. Der Sulcus der Bulla wird durch eine niedrige Leiste überlängs in zwei Abteilungen geteilt, von welchen wahrscheinlich eine für die Tuba, die andre für den Musc. tensor tympani und veli bestimmt ist. Der laterale Rand der Rinne läuft zuweilen nach unten aus in eine kleine Spitze als einzige Andeutung eines Proc. styliformis. Dagegen war dieser Fortsatz bei der kleinen Bulla von *Protoceras* stark entwickelt (Scott, l. c.).

Tandler (1899) fand schon bei einem jungen *Camelus dromedarius* nur eine schwache Carotis interna; beim erwachsenen Tier (*C. bactrianus*) ist sie nicht ganz verschwunden wie bei andern *Ruminantia* (Lesbre, 1903). Man findet denn auch bei erwachsenen Schädeln von *Camelus*, wie auch von *Lama*, in der medialen Wand der Bulla eine deutliche Carotisrinne, durch das Basioccipitale zu einem Kanal geschlossen, welcher in ungefähr vertikaler Richtung nach dem For. lacerum ant. und so in die Schädelhöhle führt.

Äußerer Gehörgang.

Die *Ruminantia* und mithin auch die *Camelidae*, unterscheiden sich von den meisten übrigen *Ungulaten* durch das mehr in den Vordergrund treten des echten tympanalen Gehörganges gegenüber dem durch das Squamosum gebildeten Meatus spurius. Die Längsachse ihres Lumens ist bei den *Camelidae* in ihrem proximalen Teil etwas nach oben gerichtet, weiterhin ungefähr horizontal. Der Margo sulci springt nur wenig in die Paukenhöhle vor (Fig. 69).

Bei den recenten *Camelidae* ist der tympanale Gehörgang ziemlich lang, ringsum geschlossen und früh mit dem Squamosum verwachsen. Unter den ausgestorbenen Formen war er nach Scotts Beschreibung auch bei *Poëbrotherium* und *Leptomeryx* geschlossen, bei *Protylopus* und *Protoceras* dagegen rinnenförmig.

Oben ist schon erwähnt, daß die untere Wand des Gehörganges stark aufgebläht ist und eine Fortsetzung der Bulla bildet. Der Gehörgang ist mithin ganz in die Bulla eingesunken und nicht als eine röhrenartige Verlängerung dieser zu unterscheiden: der Porus acusticus ext. liegt in der Wand der Bulla selbst. Denselben Zu-

stand muß auch schon *Poëbrotherium* aufgewiesen haben: Scott beschreibt bei diesem Genus den Gehörgang als: »not a tube, but a mere opening, with a raised lip, into the bulla«.

Der Gehörgang wird zum Teil durch das Squamosum umgeben: ein vollständiger Meatus spurius wird jedoch nie gebildet. Vorn beteiligt sich ein Proc. postglenoideus an der Begrenzung, hinten ein Proc. posttympanicus, welcher (wenigstens bei den recenten Genera) stärker entwickelt als in der Regel bei den *Ruminantia*, sich mit seiner Spitze gegen die Wurzel des Proc. paroccipitalis anlegt, wodurch das Mastoid nur höher oben sichtbar wird, ein Zustand, welcher an *Tapirus* erinnert. Bei jungen Tieren ist das Mastoid noch über seine ganze Oberfläche unbedeckt. Was die fossilen Genera betrifft, so sollte *Protylopus* nach Scott (1899) mehr differenziert sein als die recenten, da das Mastoid nicht an der Oberfläche des Schädels gelegen zu haben scheint, im Gegensatz mit z. B. *Poëbrotherium*, *Camelomeryx* und *Protoceras*, wo es wohl der Fall ist.

Paukenhöhle.

Während mehrere tertiäre *Camelidae* (*Protylopus*, *Leptomeryx*, *Potoceras*) eine hohle Bulla hatten, war sie bei *Poëbrotherium* wie bei den jetzt lebenden Arten zellig (Scott, 1899). Auch die großen Bullae von *Hypisodus* waren nach Matthew hohl. Bei *Camelus* beschreibt Hyrtl (1845) die Zellen als »nicht durch strahlig divergierende lange Knochenlamellen [wie beim Pferd], sondern durch kurze, sich winklig schneidende Blättchen gebildet, und in mehreren Schichten übereinander gelagert, wie die Zellen an den schwammigen Enden der Knochen«, m. a. W. sie sehen gerade so aus wie bei den *Suidae*. Bei *Lama* ist es nicht anders (Fig. 69). Die Zellen setzen sich in die verdickten Wände des äußeren Gehörganges und (wenigstens bei *Lama*) selbst in das Mastoid und Proc. posttympanicus fort.

Von der eigentlichen Paukenhöhle sind (bei *Lama* die Zellen der Bulla durch eine dünne Wand, welche nur durch einige kleine Öffnungen durchbohrt ist, getrennt. Diese Wand vereinigt den Rand des Trommelfells mit dem Petrosum, ist nur wenig konkav und trägt einige niedrige, vom Trommelfell ausstrahlende Leisten.

Der Rec. epitympanicus ist klein, ohne Ausbreitung längs dem äußeren Gehörgang; dieser letztere hat keine Incisura.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyale ist gemäß der Regel der *Ruminantia* gut entwickelt. Es ist bei *Camelus* und *Lama* ganz durch eine durch das Tympanicum gebildete Vagina (s. S. 595) umgeben; bei den fossilen Genera scheint dies noch nicht der Fall gewesen zu sein, obwohl die Vagina nicht fehlte. Der proximale Teil des Tympanohyale ist wenigstens bei erwachsenen Schädeln mit der Bulla verwachsen; seine Spitze erreicht lange nicht das Ende der Vagina, so daß diese auch noch den Tympanostyloidknorpel in sich aufnimmt. Das Hyoid ist protrematisch. Der Facialis läuft durch die Paukenhöhle in gewohnter Weise in einem Sulcus, biegt hinter dem Tympanohyale um und verläßt den Schädel durch die letzte Abteilung des Can. Fallopii, welche ziemlich lang ist und durch Tympanicum und Proc. posttympanicus gebildet wird. Das For. stylomastoideum ist durch das Tympanicum von dem Tympanohyale getrennt.

Tragulidae.

Bulla ossea.

Das Tympanicum von *Tragulus* (Fig. 71) und *Hyomoschus* ist nur lose mit dem Schädel vereinigt. Es bildet eine Bulla, welche wie bei den *Camelidae* an Squamosum, Basioccipitale, Proc. paroccipitalis und Petrosum anschließt, mit letzterem aber nicht verwachsen ist.

Fig. 71.

Tragulus meminna, Frontalschnitt.

Die Bulla ist hoch, seitwärts etwas zusammengedrückt und hat eine glatte Oberfläche. Die Rinne, welche das Tympanohyale in der hinteren Wand des Tympanicum zwischen äußerem Gehörgang und Bulla entstehen läßt, wird in der Seitenwand der letzteren in nach vorn und unten verlaufender Richtung fortgesetzt und ist bei *Tragulus* zuweilen (wahrscheinlich nur bei alten Tieren) ringsum geschlossen.

Die Gestalt der Bulla zeigt also die größte Übereinstimmung mit dem stark aufgeblähten Typus der *Cervidae* und dementsprechend fehlt bei *Tragulus* ein Proc. styliformis und hat die Bullawand selbst einen schwachen Sulcus tubarius. Dagegen ist bei *Hyomoschus* ein ziemlich starker Proc. styliformis vorhanden.

Die Carotis bildet meistens nur eine schwache Rinne in der inneren Wand der Bulla; zuweilen jedoch ist die Rinne tiefer, ein

einziges Mal fand ich sie bei *Tragulus* selbst in einen geschlossenen Kanal geändert. In Übereinstimmung hiermit ist, daß Tandler (1901) die Carotis interna von *Tragulus* (*stanleyanus*) besser entwickelt fand als bei allen andern von ihm untersuchten *Ungulaten*.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang, durch das Tympanicum gebildet, ist bei *Tragulus* geschlossen, nicht lang und nicht mit dem Squamosum ankylosiert. Er ist nach hinten und oben gerichtet; seine untere Wand geht äußerlich allmählich in die Seitenwand der Bulla über; innerlich ragt er dagegen etwas nach innen hervor und bildet auch einen Recessus meatus.

Bei *Hyomoschus* ist der Gehörgang nach oben offen und seine untere Wand etwas verdickt.

Da ein Proc. postglenoideus fehlt, ein kleiner Proc. posttympanicus dagegen vorhanden ist, wird der Gehörgang nur oben und hinten durch das Squamosum umgeben. Das Mastoid bleibt unbedeckt.

Paukenhöhle.

Allgemein wird angegeben, daß die *Tragulidae* wie die *Camelidae* eine zellige Bulla haben. Hyrtl (1845) gibt hiervon für *Tragulus* dieselbe Beschreibung wie für *Camelus* (s. S. 597) und für *T. javanicus* Gmel. kann ich diese Beschreibung bestätigen. Auch bei *Hyomoschus* ist die Bulla zellig.

Eine merkwürdige Abweichung fand ich bei einem Schädel von *Tragulus meminna* Erxl. (Fig. 71): die Bulla ist hier ganz hohl, aber ihre Höhle von der eigentlichen Paukenhöhle getrennt durch ein dünnes Knochenseptum, welches den Margo sulci tympanici mit dem inneren Rande der Bulla vereinigt und welches nur eine kleine, schlitzförmige Öffnung hat, durch welche die Bullahöhle mit der eigentlichen Paukenhöhle kommuniziert. Bei andern Schädeln derselben Art ist die Bullahöhle zellig.

Ein Sinus epitympanicus ist bei *Tragulus* nicht vorhanden: der Recessus epitympanicus ist klein und wird lateralwärts durch Squamosum und Tympanicum geschlossen, ohne daß eine Incisura tympanica offen bleibt.

Hoidbogen und Facialiskanal.

Das lange Tympanohyale liegt in der oben beschriebenen Vagina, ohne jedoch deren Ende zu erreichen.

Die zweite Abteilung des Facialiskanals besteht aus einem Sulcus; die dritte Abteilung, an welche Tympanicum, Tympanohyale und Mastoid sich beteiligen, ist kurz. Das For. stylomastoideum wird hauptsächlich umgeben durch die beiden letzteren, kaum auch durch den Gehörgang, während die Bulla durch das Tympanohyale von ihm getrennt ist.

Cervidae.

Bulla ossea.

Das lose mit dem Schädel verbundene Tympanicum (Fig. 72 und 73) bildet eine Bulla. Diese grenzt wie gewöhnlich an das Squamosum und die Wurzel des Proc. paroccipitalis, aber bleibt fast immer von dem Basioccipitale getrennt, so daß die Foramina lacera vereinigt sind und ein Teil des Petrosum zwischen Bulla und Schädelbasis sichtbar ist. Nur stark aufgeblähte Bullae, wie die von *Cervus porcinus* und *kuhli* können an das Basioccipitale stoßen. Auch vom Petrosum bleibt sie zuweilen (*Cariacus*, *Capreolus*) durch einen Spalt getrennt, meistens stößt sie direkt daran.

Fig. 72.

Rangifer, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale.

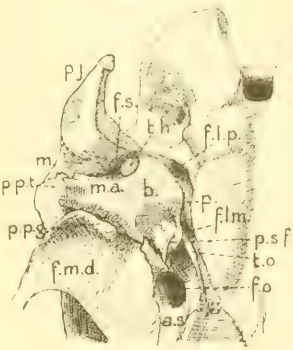
Nach der Gestalt kann man zwei Typen von Bullae unterscheiden, welche nur durch wenige Übergänge verbunden sind. Sie kann nämlich stark aufgebläht, glattwandig und seitwärts zusammengedrückt (wie bei *Tragulus*) sein, oder sie ist klein, wenig oder nicht unter der unteren Wand des äußeren Gehörganges hervorragend, nicht zusammengedrückt und dann gewöhnlich mehr oder weniger von unebener Oberfläche.

Die zweite Form ist bei den *Cervidae* Regel: *Moschus*, *Cervulus*, *Elaphodus* (nach Garrod, 1877), *Alces*, *Rangifer* (Fig. 72 und 73), *Capreolus*, die meisten *Cariacus*-Arten (Garrod, l. c., schreibt *C. virginianus* eine aufgeblähte Bulla zu) und *Pudua* (nach Brooke, 1878) zeigen diesen Typus; besonders bei *Moschus moschiferus* und *Alces machlis* ist die Bulla sehr klein.

Bei den Arten des Genus *Cervus* ist die Bulla meistens schon etwas größer und einige von ihnen (*C. axis*, *hippelaphus*, nach Garrods Beschreibungen auch *C. mantchuricus* und *kopschi*) nähern sich dem ersten Typus, welcher endlich in seiner vollen Entwicklung bei *C. kuhli* und *porcinus* gefunden wird (auch Brooke, l. c.,

erwähnt den Unterschied, welcher hierin zwischen diesen zwei *Cervus*-Arten und den übrigen besteht). Zu diesem Typus gehört auch *Hydropotes inermis*, welcher dadurch stark von *Moschus* abweicht, auf welche Tatsache Brooke (1872[a]) gleichfalls hinweist.

Fig. 73.



Rangifer tarandus L., Ventralansicht. vergr. ± 2/3. *a.s.* Alisphenoid; *b.* Bulla; *f.l.m.*, *f.l.p.* For. lacerum ant. und post.; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.o*, For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *m.a.* Meatus acust. ext.; *p.* Petrosum; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.g.*, *p.p.t.* Proc. postglenoideus und posttymp.; *p.s.f.* Proc. styliformis; *t.h.* Tympanohyale; *t.o.* Tuba ossea.

Die obengenannten Unterschiede zwischen den beiden Typen der Bulla sind in der Regel von andern begleitet. Hinten ist zwischen Bulla und Gehörgang wie gewöhnlich eine tiefere oder untiefere Rinne für das Tympanohyale, welche, wie es scheint, nur bei *Moschus moschiferus* ringsum geschlossen ist. Bei den Arten mit aufgeblähter Bulla setzt sich nun diese Rinne, wie bei *Tragulus*, in deren Seitenwand unter dem äußeren Gehörgange nach unten und vorn fort; von unten gesehen erscheint dann die Bulla infolge des Vorhandenseins dieser Rinne mehr oder weniger nierenförmig.

Ein weiterer Unterschied zwischen den zwei Typen ist in der Begrenzung der Tuba gelegen. Von der vorderen Wand der kleinen Bulla entspringt gewöhnlich ein nach vorn und unten gerichteter, lamellenförmiger Proc. styliformis, welcher einen Teil der ventralen und lateralen Wand einer knöchernen Tuba bilden hilft. Er steht im Zusammenhang mit dem Musc. levator veli, welcher an ihm entspringt (Kostanecki). Beim andern Bullatypus ist dieser Fortsatz klein, zuweilen kaum angedeutet und liegt lateral von einer Rinne in der Bulla, welche nun zusammen mit diesem Fortsatz die Tuba begrenzt. Dorsalwärts wird die Tuba ossea immer durch das hierzu schwach rinnenförmig ausgehöhlte Alisphenoid begrenzt. Zuweilen ist sie unvollständig in zwei der Länge nach verlaufende Kanäle geteilt, von welchen dann der laterale wahrscheinlich für Musc. tensor tympani und veli bestimmt ist.

Hinten hat die mediale Wand der Bulla eine mehr oder weniger tiefe Rinne, welche zur Aufnahme der bei erwachsenen *Ruminantia* meistens obliterierten Carotis interna bestimmt ist. Von hier gelangt die Arterie an den medialen vorderen Abschnitt des Promontorium, allseitig von Knochen umhüllt, biegt nach innen um und erreicht die

Spitze der Schläfenbeinpyramide, um, solange sie durchgängig ist, in das intracraniale Wundernetz zu münden« (Tandler, 1899, S. 708). Dabei scheint die Carotis durch die Paukenhöhle zu verlaufen; der Sulcus caroticus führt nämlich nach einer Öffnung zwischen Petrosum und Bulla, von welcher zuweilen eine deutliche Rinne über das Promontorium nach vorn läuft und so zum For. lacerum ant. führt.

Äußerer Gehörgang.

Der auch hier durch das Tympanicum gebildete äußere Gehörgang ist mittelmäßig lang, bei *Moschus* etwas nach oben und hinten gerichtet, bei den übrigen ungefähr transversal oder nur etwas nach hinten verlaufend. Wie gewöhnlich ist ein Recessus meatus vorhanden und ragt der Gehörgang eine Strecke weit in die Paukenhöhle vor (Fig. 72).

Fast immer ist der tympanale Gehörgang rinnenförmig und mithin oben der Länge nach geöffnet. Nur bei *Hydropotes* finde ich ihn fast, und bei *Cervus porcinus* und *kuhli* ganz geschlossen, so daß auch wieder in dieser Hinsicht Unterschied zwischen den zwei Typen besteht.

Auch wird in der Regel die Aufblähung der Bulla von einer Verdickung der unteren Wand des Gehörganges begleitet, welche an die der *Camelidae* erinnert, aber nur aus einer niedrigen und nicht aufgeblähten Längsleiste besteht. Sie hilft die Vagina proc. hyoidei nach außen begrenzen.

Das Squamosum mit seinen kleinen Proc. postglenoideus und posttympanicus umgibt den Gehörgang, welcher demnach, wenn er rinnenförmig ist, durch dasselbe geschlossen wird. Der Proc. postglenoideus ist gewöhnlich durch den Eingang des weiten Meatus temporalis vom Gehörgang getrennt; das Mastoid wird nie durch das Squamosum bedeckt.

Paukenhöhle.

Die Bulla ist im Gegensatze zu der der *Tylopoda* und *Tragulidae* hohl. Hyrtl (1845) erwähnt Osteophyten in der Paukenhöhle des Edelhirsches und des Elches.

Nach innen vom vorderen Ende des Sulcus tympanicus ragt ein hakenförmiger Knopf nach innen vor, welcher mit dem Proc. tubarius von *Felis* übereinzustimmen scheint.

Der Recessus epitympanicus wird lateralwärts nur unvollständig durch das Squamosum begrenzt; es besteht demnach eine große

Incisura tympanica, welche durch das Integument des Gehörganges abgeschlossen wird (Fig. 72).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das gut entwickelte Tympanohyale liegt in der oben beschriebenen Vagina, aber nur insofern diese durch Bulla und Gehörgang zusammen gebildet wird: die Fortsetzung in die Seitenwand der ersteren (bei aufgeblähter Bulla) dient nur für den Tympanostyloid-Knorpel und die Spitze des Stylohyale.

Der Can. Fallopii weicht nicht von *Tragulus* ab. Das For. stylomastoideum liegt zwischen Mastoid, äußerem Gehörgange und Tympanohyale, lateral von letzterem.

Giraffidae.

Bulla ossea.

Die tympanale Bulla wird auch hier wieder durch Squamosum und die Basis des Proc. paroccipitalis, vorn auch durch das Alisphenoid begrenzt, ist aber durch einen schmalen Spalt, welcher die beiden Foramina lacera vereinigt, von der Schädelbasis getrennt. Sie ist klein, mit unebener Oberfläche, nach vorn und unten zugespitzt, zeigt aber übrigens die Kennzeichen der aufgeblähten Bulla der *Cervidae*.

Die Vagina für das Hyoid, welche ringsum geschlossen ist, setzt sich demnach, wiewohl nur als eine schwache, nicht scharf begrenzte Rinne, in die Seitenwand der Bulla fort und statt des Proc. styliformis findet man nur eine vertikale Lamelle längs der vorderen oberen Wand, welche nach unten an der Spitze der Bulla endet und die Tuba auditiva lateralwärts begrenzt.

Eine sehr schwache Rinne hinten in der medialen Wand der Bulla dient wahrscheinlich zur Aufnahme der Carotis.

Äußerer Gehörgang.

Der Gehörgang unterscheidet sich nicht von dem der meisten *Cervidae*. Er läuft ungefähr transversal und ist nach oben und hinten weit offen. Auch die Längsleiste auf der unteren Wand ist vorhanden, aber stärker entwickelt als bei den *Cervidae*; sie schließt auch hier die Vagina lateralwärts ein. Außerdem ist auch die vordere Wand des Gehörganges verdickt und vereinigt sich dadurch mit dem Proc. postglenoideus, während der Zutritt zu dem Meatus temporalis zum Teil überbrückt wird.

Giraffa ist ferner die einzige unter den recenten *Ruminantia*, außer den *Tylopoda*, bei denen das Mastoid teilweise von der Schädeloberfläche ausgeschlossen wird, indem der Proc. posttympanicus sich an die Basis des Proc. paroccipitalis anlegt.

Paukenhöhle.

Die Bulla ist hohl, aber enthält Osteophyten: »Die merkwürdigste Form der Osteophyten zeigt die Giraffe. Der Boden der Trommelhöhle ist mit langen, dünnen Nadeln, die vordere Wand mit senkrecht stehenden Platten besetzt, die an ihren freien Rändern 1 bis 3‴ tiefe Einschnitte haben, wodurch sie einem Kamme mit schadhaften Zähnen gleichen. Rings um den Annulus tympani bilden sie übereinander liegende Geschiebe, wie das erstarrende Wachs einer ablaufenden Kerze« (Hyrtl, 1845). Sie stehen auf beiden Seiten symmetrisch.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

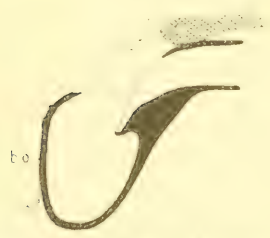
Das Tympanohyale hat die typische Gestalt der *Ruminantia* und ist, wie oben mitgeteilt, ganz durch das Tympanicum umgeben. Das For. stylomastoideum wird also zum Teil durch das Tympanicum begrenzt und weiter, infolge der Überdeckung des Mastoid, durch Exoccipitale und Proc. posttympanicus.

Bovidae.

Bulla ossea.

Die Bulla (Fig. 74) wird wie gewöhnlich durch das Tympanicum gebildet, welches in der Regel nicht mit dem Schädel verwachsen ist. Ihre Grenzen sind die gewöhnlichen; meistens erreicht sie mit ihrem inneren Rande das Basioccipitale und das Petrosum. Bei *Bos taurus* ist sie selbst mit dem letzteren verwachsen; bei *Ovis* dagegen sollte ihr Rand nach Huxley (1864) und Beauregard (1893) nach innen umgerollt sein und einen Spalt zwischen sich und dem Petrosum offen lassen; dies letztere gilt jedoch nur für den vorderen Teil jenes Randes, in der Nähe des Ostium tubae: mehr nach hinten liegt er auch bei *Ovis* dem Petrosum an.

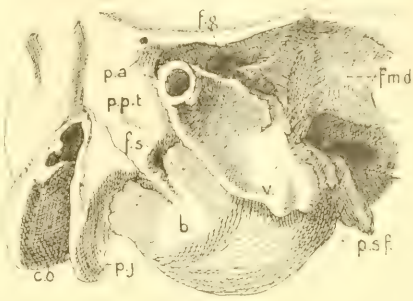
Fig. 74.



Ovis. Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale.

Wie bei den *Cervidae* kann auch bei den *Bovidae* die Bulla größer oder kleiner sein: während jedoch bei der ersten Familie die große Bulla Ausnahme ist, verhält es sich bei den *Bovidae* umgekehrt: in weitaus den meisten Fällen ist die Bulla hier stark aufgeblasen und glattwandig (Fig 75), nur einzelne Male kleiner, z. B. bei *Nemorrhaedus* und *Rupicapra tragus*; in diesen Fällen ragt die Bulla nicht unter der Schädelbasis hervor, bei *Ovibos*, welcher einen Übergang bildet, etwas mehr. Bei *Ovis* und *Capra* finde ich die Bulla bei verschiedenen Arten in Größe sehr verschieden, wiewohl im allgemeinen beim ersten Genus kleiner als beim letzten (Turner, 1850, gebraucht dieses sogar als einen generischen Unterschied).

Fig. 75.



Tragelaphus gratus Sclat., Seitenansicht, vergr. ± ⅔. *b.* Bulla; *c.o.* Condylus occipitalis; *f.g.* For. postglenoideum; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.s.* For. postglenoideum; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.J.* Proc. paroccipitalis; *p.p.t.* Proc. posttymp. und das mit ihm verwachsene Mastoid; *p.s.f.* Proc. styliformis; *v.* laterale Wand der Vagina.

Die Unterschiede, welche bei den *Cervidae* zwischen beiden Typen der Bulla bestehen, sind bei den *Bovidae* im allgemeinen nicht vorhanden: die kleine Form ist hier nichts andres als eine verkleinerte Reproduktion der großen. Beide sind also seitwärts zusammengedrückt, und die Rinne für das Tympanohyale setzt sich bei beiden in die Seitenwand der Bulla fort. Diese Rinne wird meistens zum Teil geschlossen, indem die Seitenwand der Bulla auch in der kleinen Form zwischen Tympanohyale und Proc. paroccipitalis nach außen sich hervordrängt, wodurch sie zugleich diese beiden Knochen voneinander entfernt. Zuweilen vereinigt sie sich hinter der Vagina mit dem äußeren Gehörgange, so daß das Tympanohyale ganz durch das Tympanicum eingeschlossen wird; dies letztere scheint namentlich stattzufinden bei den großen Arten, wie den Rindern, den *Tragelaphinae* (*Oreas*, *Boselaphus*, *Tragelaphus*), *Ovibos* u. a.

Auch durch die An- oder Abwesenheit eines Proc. styliformis sind beide Typen nicht zu unterscheiden: bei *Rupicapra tragus* und *Nemorrhaedus sumatrensis* fehlt er oder ist sehr klein: rudimentär ist er auch bei der ziemlich kleinen Bulla von *Antilocapra*;

dagegen wird er oft bei aufgeblähten Bullae deutlicher; so z. B. bei den Rindern nur bei *Anoa* klein oder fehlend), bei den *Bubalinae*, den *Tragelaphinae* usw. Bei *Ovis* und *Capra* liegt der Fortsatz in der Gestalt einer vertikalen Lamelle der Schädelbasis dicht an, wodurch die knöcherne Tuba sehr verengt wird. Der Anfangsteil der Tuba wird immer durch die Bullawand selbst begrenzt. Eine Trennung zwischen einem Kanal für die Tuba und einem für den Tensor tympani und veli ist zuweilen angedeutet.

Eine Rinne in der medialen Wand der Bulla für die Carotis int. ist zuweilen deutlich. Die bei dem erwachsenen Tier obliterierte Arterie läuft von da ab nach Beauregards Beschreibung (1893) von *Ovis* und *Capra* längs dem Promontorium und innerhalb der Paukenhöhle nach dem For. lacerum ant.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang ist bei den *Bovidae* länger als unter den *Ruminantia* Regel ist, aber weicht übrigens nicht von dem gewöhnlichen Typus ab. Sein distaler Teil läuft meistens ungefähr transversal (*Bovinae*, *Caprovinae*), zuweilen etwas nach oben und hinten (*Gazella*, *Cephalophus*): sein proximales Ende hat wie gewöhnlich eine untere Wand, welche sich nach innen absenkt; dies hat, wie Beauregard in seiner Beschreibung von *Ovis aries* bemerkt, zur Folge, »que la portion supérieure seulement de la membrane du tympan répond à l'axe du conduit auditif et reçoit librement les ondes sonores. Toute la partie inférieure de la membrane est en contact par sa face extérieure avec la paroi osseuse du conduit, et le contact est encore augmenté par cette circonstance que dans cette région la paroi est relevée d'une crête mousse à quelque distance en dedans de la marge proprement dite formant le cadre tympanique«. Es wird demnach ein Recessus meatus gebildet. Auch ragt der Gehörgang eine Strecke innerhalb der Paukenhöhle vor, »pour y former une forte saillie à la partie supérieure de sa paroi externe« (Beauregard, l. c.).

Meistens ist der tympanale Gehörgang ringsum geschlossen. Bei mehreren großen Antilopenarten jedoch (z. B. bei *Damaliscus*, *Boselaphus*, *Oryx*, *Hippotragus*) und ferner bei *Bibos indicus* und *Ovibos* finde ich sie rinnenförmig wie bei den *Cervidae*.

Der Kamm auf der unteren Wand des Gehörganges ist unter den *Ruminantia* nach den *Camelidae* am meisten entwickelt bei den meisten *Bovidae* und bildet auch hier eine mehr oder weniger voll-

ständige Seitenwand für die Vagina. Dadurch entsteht ein Unterschied mit den andern Familien, was auch H. N. Turner (1849) gesehen zu haben scheint: »in the Moschidae [wozu auch die *Tragulidae* gehören] and Cervidae the styloid process becomes free almost immediately at the base of the auditory process [= Meatus acusticus ext.], while in the Bovidae or cavicorn Ruminants, it is enclosed more or less completely for some distance in the downward and forward direction. . . . The Giraffe. . . . resembles the Cervidae in the character of the auditory bulla«. Dieser Unterschied ist jedoch, wie auch Garrod (1877) bemerkt, nicht so allgemein wie Turner angibt: außer daß, wie wir oben (S. 602) gesehen haben, einige *Cervidae* die Rinne schon zum Teil geschlossen haben, ist umgekehrt bei einigen *Bovidae* der Kamm so schwach, daß das Tympanohyale lateralwärts so gut wie ganz unbedeckt bleibt (*Gazella*, *Ovis aries*). Am stärksten entwickelt (aber wie bei allen *Bovidae* platt, nicht aufgebläht) ist er bei den *Bovinae*, ferner bei *Capra*, *Ovibos*, *Boselaphus*, *Tragelaphus* und mehreren andern meist größeren Antilopen; bei *Bubalis*, *Boselaphus* und *Connochoetus taurinus* ist er neben dem Tympanohyale in eine nach unten gerichtete Spitze verlängert.

Oben und hinten wird der Gehörgang durch das Squamosum mit einem kleinen Proc. posttympanicus eingeschlossen. Zwischen dem niedrigen Proc. postglenoideus und dem Gehörgange liegt immer das weite For. jugulare spurium. Das Mastoid bleibt unbedeckt.

Paukenhöhle.

Gewöhnlich findet man angegeben, daß die *Pecora* sich durch eine hohle Bulla von den übrigen *Artiodactyla*, bei welchen sie zellig ist, unterscheiden. Dies ist nicht ganz richtig. Ausnahmen von letzterem Zustande kommen vor bei den fossilen *Suidae* (S. 586) und *Camelidae* (S. 597) und (ausnahmsweise) bei *Tragulus* (S. 599), und umgekehrt ist unter den *Pecora* schon lange eine zellige Bulla bekannt bei *Bos*, während ich dasselbe finde bei der riesigen Bulla von *Tragelaphus* und vermute, daß es auch bei andern großen Antilopenarten vorkommt. Dies ist demnach wieder ein Beweis für die Richtigkeit der Vermutung von Scott (1899), daß die zellige Struktur meistenteils unabhängig entstanden ist.

Die Höhlen der Bulla bei den genannten *Bovidae* unterscheiden sich jedoch von denen der übrigen *Artiodactyla* mit zelliger Bulla durch ihre viel größere Weite. Bei *Tragelaphus* kommunizieren sie nur durch eine enge Öffnung mit der eigentlichen Paukenhöhle, bei

Bos taurus dagegen hängen nach Denkers Abbildungen (1899) mehrere Zellen direkt mit dieser Höhle zusammen.

Denker beschreibt die Bullahöhle bei *Bos taurus* folgendermaßen: »Die ganze Paukenkapsel zerfällt in eine große Anzahl von Zellen, die dadurch entstehen, daß sich zahlreiche, feine Knochenplättchen winklig schneiden. Dieselben sind an Gestalt und Größe sehr verschieden, jedoch läßt sich feststellen, daß bei sämtlichen Präparaten der Umfang der einzelnen Zellen von der Paukenhöhle nach der Peripherie zu erheblich zunimmt, und daß die Längsachsen derselben konvergierend nach dem Cavum tympani gerichtet sind.«

Dieselbe strahlige Stellung ist auch zu bemerken an den höheren oder niedrigeren Leisten oder Septen, welche bei den *Bovidae* zuweilen auch bei übrigens hohler Bulla sich von der Wand erheben, so bei *Cephalophus*, wo »a distinct septa divides the interior of the auditory bulla into two distinct chambers, the posterior of which occupies the part of the bulla posterior of the external auditory meatus (Brooke, 1872[b]), nämlich den Teil, welcher das Tympanohyale von dem Proc. paroccipitalis trennt. Außer diesem Septum finde ich bei *C. grimmia* L. noch eine ähnliche Zwischenwand mehr nach vorn, so daß die Bulla in drei zusammenhängende Kammern geteilt ist, in deren vorderen das Ostium tymp. tubae liegt.

Osteophyten werden durch Hagenbach und Hyrtl für *Capra* angegeben.

Der Rec. epitympanicus verhält sich analog wie der von *Equus* und *Sus*, wie aus der folgenden Beschreibung von Hyrtl (1845) hervorgeht: »Bei Ovis, Capra und Antilope ist der knöcherne Gehörgang nur an seinem Beginne d. h. in ihrem distalen Abschnitt ein vollkommener Cylinder, der bloss durch den Paukenknochen gebildet wird. Im weiteren Laufe fehlt ihm die obere Wand und er erhält eine dreieckige Öffnung, deren Basis gegen das Trommelfell gerichtet ist. Diese Öffnung führt in den oberen Sinus der Trommelhöhle, über den Gehörknöchelchen, und wird durch die Fortsetzung des Integuments, welches den Gehörgang auskleidet, bedeckt. Durch sie können Schallwellen in die Trommel gelangen, ohne das eigentliche Trommelfell getroffen zu haben.« Auch Beauregard (1894) beschreibt dieses bei *Ovis*. Hyrtl vergleicht diesen Zustand auch mit dem, welcher bei *Dipus* unter den *Rodentia* vorkommt.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Die Vagina des namentlich bei den Rindern sehr dicken Tympanohyale ist schon oben beschrieben worden. Das Hyoid ist protrematisch. Embryonal liegt der Reichertsche Knorpel nach der Beschreibung von Vrolik (welche ich bestätigt finde bei dem Rind nach außen vom Annulus (s. S. 587), wie ich es auch für das Pferd beschrieben habe.

Der Can. facialis verhält sich wie bei den übrigen *Ruminantia*. Das For. stylomastoideum liegt zwischen Mastoid, Bulla und Tympanohyale oder, wenn das letztere tief in die Bulla eingesunken ist, nur zwischen Mastoid und Tympanicum.

Anthracotheriidae, Anoplotheriidae.

Da diese beiden Familien aus dem Tertiär nur sehr unvollständig bekannt zu sein scheinen, und außerdem keine bedeutenden Unterschiede mit den übrigen *Artiodactyla* zu liefern scheinen, werde ich sie hier nur kurz abhandeln.

Eine ziemlich vollständige Beschreibung gibt Scott (1895) für die amerikanischen Arten des zu den *Anthracotheriidae* gehörenden Genus *Anoodus* (*Hyopotamus*); das Tympanicum ist hier „inflated to form a large auditory bulla, considerably more so than in the European species and of a somewhat different shape. The form is oval, with a marked depression on the ventral surface, internal to the median line. This gives it a very different appearance from the regular, almost spherical bulla of *Eporeodon*. As in that genus, the bone is thin, though dense, and the cavity is free from cancellated tissue. The auditory meatus is a quite elongate and incomplete tube, lacking the dorsal wall". Als eine Abweichung des gewöhnlichen Zustandes bemerkt Scott noch, daß das Pterygoid sich bis zur Bulla erstreckt und hiermit in Kontakt ist. Proc. postglenoideus und posttympanicus sind nur durch einen engen Zwischenraum getrennt: der Meatus spurius ist mithin fast vollständig. Das Mastoid ist fast ganz bedeckt.

Für die *Anoplotheriidae* wird eine zellige Bulla angegeben. Bei *Caenotherium* haben Bulla und Gehörgang große Übereinstimmung mit *Tragulus*; das Mastoid ist jedoch von der Schädeloberfläche ausgeschlossen. *Anoplotherium* hat nach Turner (1849) eine ähnliche Aufblähung der unteren Wand des Gehörganges wie die *Camelidae*.

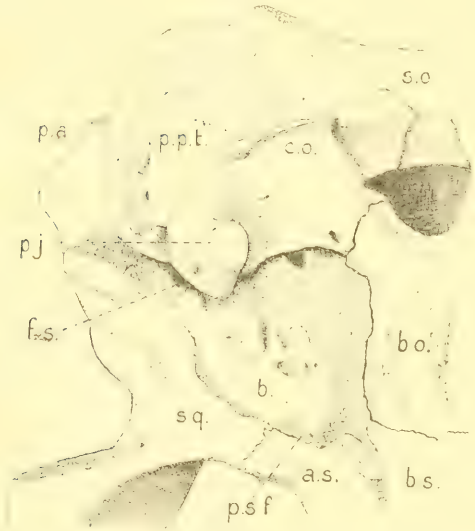
3. Toxodontia.

Typotheriidae.

Bulla ossea.

Von *Typotherium cristatum* Serres habe ich in dem Kopenhagener Museum einen Schädel untersuchen können (Fig. 76 und 77). Die Bulla zeigt hier in Gestalt und Lage Übereinstimmung mit den *Artiodactyla*. Sie ist groß und hoch, aber ragt relativ wenig unter dem Basioccipitale hervor. Ihr horizontaler Umfang ist ungefähr ein Viereck mit abgerundeten Ecken. Sie ist jedoch in einer Richtung von innen und hinten nach außen und vorn ein wenig abgeplattet, so daß sie nur zwei gebogene Seitenflächen hat, welche über dem abgerundeten unteren Rand der Bulla ineinander übergehen. Dieser Rand verläuft von der äußeren, hinteren Ecke nach innen und vorn und endet hier mit einem nach vorn und unten gerichteten Proc. styliformis. Bei dem Kopenhagener Schädel ist dieser Fortsatz an beiden Seiten abgebrochen, deutlich ist er jedoch auf der bekannten Abbildung von Gervais (1867/69). Hinten endet der untere Rand der Bulla mit einem kürzeren Fortsatz gegen die Basis des Proc. paroccipitalis, davor hat sie noch eine ähnliche Spitze, welche jedoch auf den Abbildungen von Gervais und Lydekker (1893, Taf. III) nicht angetroffen wird.

Fig. 76.



Typotherium cristatum Serres (aus dem Museum zu Kopenhagen), Ventralansicht. *a.s.* Alisphenoid; *b.* Bulla; *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *c.o.* Condylus occipit.; *f.s.* For. stylomast.; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.t.* Proc. posttymp.; *p.sf.* Proc. styliformis; *s.o.* Supraoccipitale; *sq.* Squamosum.

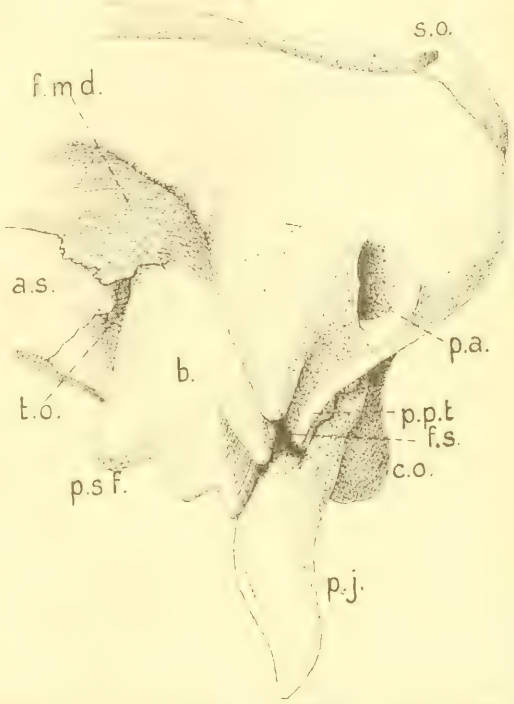
Nach innen schließt die Bulla unmittelbar an das Basioccipitale und mittels einer kurzen und schmalen, nach vorn gerichteten Spitze auch an das Basisphenoid an. Nach hinten grenzt sie an Exoccipitale

und Basis des langen Proc. paroccipitalis, nach vorn an das Alisphenoid, nach außen an das Squamosum.

Eine Öffnung für die Tuba ist in dem Kopenhagener Schädel nicht deutlich zu finden, aber liegt wahrscheinlich wie gewöhnlich zwischen Bulla und Petrosum. Die Rinne in der Bulla, welche vermutlich zur Aufnahme der Tuba dient, ist jedenfalls nur sehr schwach und verläuft lateral von der oben genannten, dem Basisphenoid anliegenden Spitze.

Sowohl For. lacerum ant. als Can. caroticus fehlen ganz. Man darf demnach annehmen, daß die Carotis int. wie bei einigen *Ruminantia* und *Rodentia* obliterirt ist oder selbst total verloren gegangen. Auch das For. lacerum post. ist sehr klein.

Fig. 77.



Typotherium cristatum Serres (aus dem Museum zu Kopenhagen), Seitenansicht. *a.s.* Alisphenoid; *b.* Bulla; *c.o.* Condylus occipit.; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.t.* Proc. posttymp.; *p.sf.* Proc. styliformis; *s.o.* Supraoccipitale; *t.o.* Tuba ossea.

Hegetotherium unterscheidet sich durch die »etwas aufgeblasenen und zugespitzten Bullae« von *Typotherium*, wo sie »nicht aufgeblasen« sein sollten (Lydekker, 1893, S. 7). Nach den Abbildungen, welche Lydekker und Ameghino (1889) von *Pachyrucus typicus* Am. und *Icochilus extensus* Am. geben, scheinen bei diesen die Bullae in der Hauptsache mit *Typotherium* übereinzustimmen.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang von *Typotherium cristatum* ist weit und verläuft in ungefähr horizontaler Richtung nach außen und hinten. Bei *Pachyrucus typicus* ist er »somewhat tubular, open on the outer

sid[illegible] with a backward and upward direction (LYDEKKER, l. c.). Er ist bei *Typotherium* dermaßen mit dem Squamosum vereinigt, daß keine Spur von einer Grenze mehr sichtbar ist. Längs seiner unteren Wand trägt er zwei hohe, zum Teil miteinander verwachsene Leisten. Die vordere fängt hinten an der Bulla an, läuft vorn längs dem For. stylomastoideum und trägt bei dem Kopenhagener Schädel zwei scharfe, nach unten gerichtete Spitzen. Die vordere Fläche dieser Leiste geht nach oben allmählich in die Fossa glenoidea über und es ist denn auch möglich, daß die Leiste nichts andres ist als die Spitze eines sehr hohen Proc. postglenoideus. Sie kann jedoch auch ein Kamm auf dem Gehörgang sein, wie bei *Toxodon* und vielen andern *Ungulaten* gefunden wird. Durch die vollständige Verschmelzung von Squamosum und Tympanicum und das Fehlen eines For. jugulare spurium, welches sonst vielleicht die Grenze zwischen Proc. postglenoideus und Gehörgang angegeben hätte, ist es nicht möglich sicher zu entscheiden, welche von den zwei Auffassungen die richtige ist.

Die zweite Leiste liegt hinter dem For. stylomastoideum und lateral von dem Proc. paroccipitalis. Sie liegt ungefähr transversal und setzt sich auch noch hinter der Gehöröffnung nach oben fort, wodurch sie den äußeren Teil der Hinterhauptfläche des Schädels bildet, nach innen begrenzt durch Ex- und Supraoccipitale, nach außen mit einem scharfen Rand in die Seitenwand des Schädels übergehend. Dieser Teil zeigt demnach so große Übereinstimmung mit dem Proc. posttympanicus von *Toxodon* und in vieler Hinsicht auch mit dem der *Suidae* und *Hippopotamus*), daß man ihn auch bei *Typotherium* mit ziemlich großer Sicherheit als Proc. posttympanicus betrachten kann.

Vielleicht besitzt *Typotherium* mithin einen vollständigen Meatus spurius, welcher namentlich an *Hippopotamus* denken läßt, und ist das Mastoid ganz bedeckt. Ein For. mastoideum fehlt.

Paukenhöhle.

Die Bulla von *Typotherium cristatum* ist wahrscheinlich hohl. Derjenige Teil der Seitenwand des Schädels, welcher über der Gehöröffnung liegt, ist stark aufgebläht, so daß er wahrscheinlich eine mit dem Cavum tympani zusammenhängende Höhle enthält. Das Ganze zeigt äußerlich eine treffende Ähnlichkeit mit dem Zustande einiger *Rodentia*; aus obiger Beschreibung geht jedoch hervor, daß die Zusammensetzung vermutlich eine ganz andre ist:

während bei den *Rodentia* diese Aufblähung durch das Perotieum gebildet wird, ist dieses bei *Typotherium* höchstwahrscheinlich durch das Squamosum ersetzt.

Diese scheinbare Übereinstimmung mit *Rodentia* ist noch größer bei *Pachyrucos*, wo die genannten Aufblähungen enorm entwickelt sind, getrennt durch die stark verschmälerten Parietalia und Supraoccipitale, so daß Lydekker (l. c. als Merkmal dieses Genus im Gegensatze zu *Typotherium* und *Hegetotherium* erwähnt, daß die Bullae tympanicae auf der oberen Seite des Schädels gelagert sind. Aus seinen Abbildungen geht jedoch zur Genüge hervor, daß außer diesen Aufblähungen auch die echten Bullae vorhanden sind und die »tympanic bullae« von Lydekker demnach in derselben Weise wie bei *Typotherium* aufgefaßt werden müssen. Sie bilden (bei *P. typicus* Am.) den höchsten Teil des Hinterhauptes (Lydekker).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das For. stylomastoideum liegt zwischen Tympanicum und Proc. posttympanicus. Ein Tympanohyale ist nicht sichtbar.

Toxodontidae.

Bulla ossea.

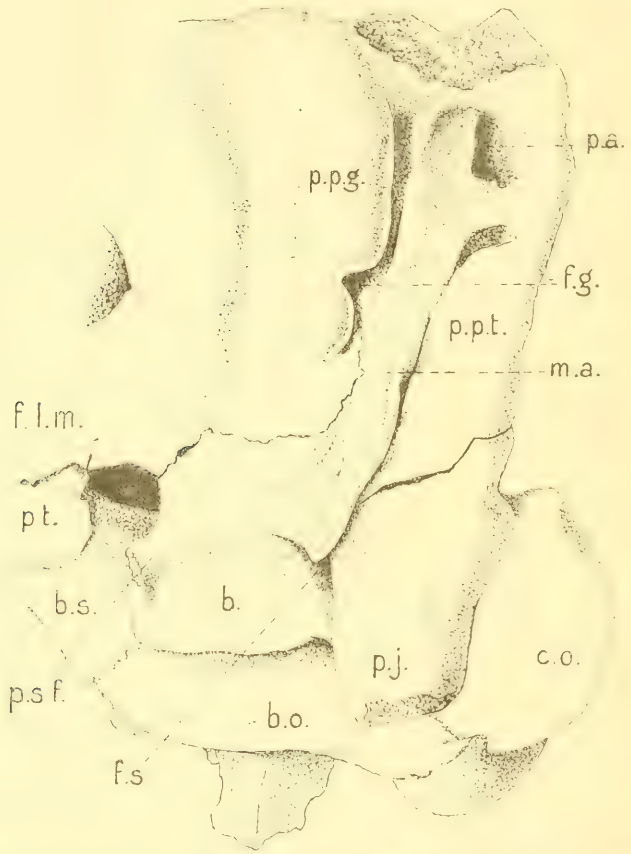
Auch die Bulla von *Toxodon platensis* Owen (Fig. 78), wovon ich in Kopenhagen in der Lage war, zwei erwachsene und einen jungen Schädel zu untersuchen, zeigt wieder den Typus der *Artiodactyla*. Sie ist hoch und besonders beim erwachsenen Schädel seitwärts zusammengedrückt, mit scharfem Untenrand.

Nach vorn wird sie durch das For. lacerum ant. (vereinigt mit dem For. ovale) begrenzt, nach hinten stößt sie lateralwärts vom For. lacerum posterius an die Basis des Proc. paroccipitalis. Die innere Wand der Bulla legt sich mit ihrem Rande an das Petrosum und schließt ferner den beträchtlichen Zwischenraum ab, der infolge der starken Knickung, welche die Schädelbasis erlitten hat, zwischen Petrosum und Basioccipitale entstanden ist. Die Bulla beteiligt sich dadurch an der Begrenzung der Schädelhöhle und schließt nur mit ihrer Spitze an das Basioccipitale an.

Das Ostium tympanicum tubae liegt der Regel gemäß zwischen Petrosum und Bulla; von hier aus läuft ein Sulcus tubarius längs der vorderen Wand der letzteren ventralwärts. Auf beiden Seiten ist diese Rinne durch einen scharfen Rand begrenzt; der äußere

dieser beiden Ränder endet nach unten in einen nach unten und vorn gerichteten, spitzen Proc. styliformis (von welchem bei dem abgebildeten Schädel die Spitze abgebrochen ist). Dieser Fortsatz ist unter

Fig. 78.



Toxodon platensis Owen, juv. (aus dem Museum zu Kopenhagen), von der Seite und etwas von unten gesehen; der obere Teil des Squamosum ist abgebrochen. *b.* Bulla; *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *c.o.* Condylus occipit.; *f.g.* For. postglenoideum; *f.l.m.* For. lacerum ant.; *f.s.* For. stylomast.; *m.a.* Meatus acust. ext.; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.j.* Proc. paroccipit.; *p.p.g.*, *p.p.t.* Proc. postglenoideus und posttymp.; *p.sf.* Proc. styliformis; *pt.* Pterygoid.

dem Namen »styloid process« auch durch Owen (1840) beschrieben und abgebildet und ist auch deutlich sichtbar auf Taf. II und IV von Roth (1898).

Owen schreibt: »Behind this [d. h. den »styloid process«] is seen the petrous bone which forms a small angular protuberance at the basis cranii, and is less developed than in the Hippopotamus.

Anterior to the petrous bone are the orifices of the Eustachian tube, and carotid canal; external to it is the great foramen lacerum, for the jugular vein and nervus vagus; and behind it is the anterior condyloid foramen« (l. c., S. 22). Diese Beschreibung ist unrichtig, es sei denn, daß man für »petrous bone« »bulla tympanica« liest: das Petrosum ist auf der ventralen Seite des Schädels nicht sichtbar. Wahrscheinlich hat Owen den medialen Teil der Bulla für das Petrosum angesehen, ein Irrtum, welcher auf folgende Weise zu erklären ist. In der Bulla sind wie gewöhnlich zwei Rinnen, nämlich vorn der Sulcus tubarius, hinten die Vagina für das Hyoid. Bei erwachsenen Schädeln sind diese Rinnen so tief, daß sie sich einander sehr dicht nähern und dadurch den medialen, größten Teil der Bulla fast von dem Reste, wozu der Proc. styliformis gehört, trennen. Hierdurch kann Owen dazu gekommen sein, den inneren Teil als unabhängig vom äußeren zu betrachten. Die Einschnürung der Bulla wird deutlich durch Owen (l. c., Fig. 1) und durch Roth (l. c., Taf. IV abgebildet. Bei dem jungen Schädel ist sie infolge der geringeren Tiefe der beiden Rinnen viel unvollständiger und bildet die Bulla dadurch mehr ein Ganzes.

Ungefähr in der Mitte der Grenze zwischen unterem Rande der Bulla und Schädelbasis ist eine Rinne zwischen beiden sichtbar (auch abgebildet auf Taf. IV von Roth), welche nach Analogie mit andern *Ungulaten* als der Eingang eines Canalis caroticus betrachtet werden kann.

Aus den Abbildungen, welche Lydekker (1893, Taf. XIV—XVI von *Nesodon*-Schädeln gibt, geht hervor, daß die Bulla dieses Genus nicht unbedeutend von der von *Toxodon* abweicht. Sie ist wenig oder nicht seitwärts zusammengedrückt und von unten abgerundet. Ein Proc. styliformis scheint zu fehlen. Die Bulla schließt sich wie bei *Toxodon* gegen die Schädelbasis an (selbst wie es scheint ohne einen Can. caroticus offen zu lassen), aber ragt ein beträchtliches Stück unter ihr hervor und hat in dieser Hinsicht demnach ein weniger modifiziertes Äußere.

Äußerer Gehörgang.

Der äußere Gehörgang, durch das Tympanicum gebildet, hat bei *Toxodon platensis* große Übereinstimmung mit dem von *Hippopotamus*, auf welche Übereinstimmung auch Owen gewiesen hat: »The foramen auditorium externum is only half an inch in diameter, and gives passage to a long and somewhat tortuous meatus, which

passes inwards and slightly forwards and downwards; its direction being precisely the same as in the Hippopotamus« (l. c., S. 22). Diese Übereinstimmung entsteht jedoch hauptsächlich durch das Vorhandensein einer hohen Leiste auf der unteren Wand des Gehörganges, wie sie auch bei *Hippopotamus* vorkommt. Von der Gehöröffnung ab senkt sich der Rand dieser Leiste fast vertikal nach unten, biegt sich dann rechtwinklig nach innen um und setzt sich darauf längs der Bulla nach vorn fort, um mit dem Proc. styliformis zu enden (Fig. 7S). Wie bei *Hippopotamus* hat diese Leiste zur Folge, daß der äußere Gehörgang scheinbar viel mehr aufwärts gerichtet ist als es in Wirklichkeit der Fall ist.

Was Owen beschreibt als »tympanic bone« ist nur diese Leiste: ». . . . the tympanic bone consists of a rough compressed vertical osseous plate, wedged in transversely between the occiput and the posterior part of the glenoid cavity. The internal extremity of this plate points inwards and forwards, representing the styloid process.«

Auch die Vorderwand des Gehörganges ist etwas verdickt. Die äußere Gehöröffnung ist beim erwachsenen Schädel relativ kleiner als beim jungen. Ob sie ganz durch das Tympanicum umgeben wird oder im oberen und hinteren Teile ihres Umfangs durch das Squamosum, ist schon bei dem jungen Schädel durch die Verwachsung dieser beiden Knochen nicht mehr zu sehen.

Nesodon patagonicus unterscheidet sich dadurch, daß der äußere Gehörgang »instead of opening nearly vertically, as in Toxodon, has an almost horizontal direction; thus showing that its position in the latter is not indicative, as has been considered to be the case, of any genetic affinity with the Suidae« (Lydekker, l. c., S. 38). Wie aus obiger Beschreibung von *Toxodon* hervorgeht, ist der fast vertikale Verlauf des Gehörgangs nur scheinbar und ist die Richtung seines Lumens auch hier wenig aufsteigend: der Gehörgang von *Nesodon* unterscheidet sich von dem von *Toxodon* demnach vielleicht nur durch das Fehlen der Leiste auf der unteren Wand.

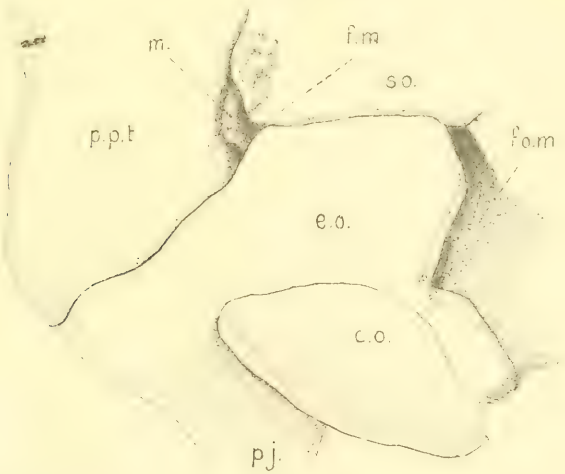
Das Squamosum hat bei *Toxodon platensis* einen sehr hohen und breiten Proc. postglenoideus. Bei *Nesodon* scheint dieser, nach den Abbildungen von Lydekker zu urteilen, zu fehlen. Bei dem jungen *Toxodon*-Schädel fand ich diesen Fortsatz von dem Gehörgang durch eine breite Grube getrennt, welche wohl nichts andres sein kann als der Eingang eines Meatus temporalis; er war jedoch, wahrscheinlich durch Lehm verstopft, nicht bis zur Schädelhöhle zu verfolgen.

Bei dem ausgewachsenen Schädel ist dieses For. postglenoideum durch die teilweise Verwachsung von Proc. postglenoideus und Gehörgang viel enger geworden.

Noch höher als der Proc. postglenoideus ist der Proc. posttympanicus, welcher hinter dem Gehörgang absteigt und mit ihm verwachsen ist. Ein falscher Gehörgang durch Vereinigung von Proc. postglenoideus und posttympanicus wird auch bei den ausgewachsenen Schädeln nicht gebildet. Der Proc. posttympanicus ist von vorn nach hinten abgeplattet und sehr breit; er bildet dadurch neben dem Occipitale einen großen Teil der Hinterhauptsfläche des Schädels (Fig. 79). An erwachsenen Schädeln ist dies durch das totale Verschwinden der Nähte zwischen Squamosum und Occipitalia nicht mehr zu beobachten, bei dem jungen Schädel sind diese Knochen jedoch noch deutlich getrennt.

Roth 1898) beschreibt den Teil des Squamosum, welcher sich an der Hinterhauptsfläche beteiligt, als bestehend aus drei miteinander ankylosierten Knochen, nämlich Perioticum, Tympanicum und

Fig. 79.



Toxodon platensis Owen, juv. (aus dem Museum zu Kopenhagen), Hinterfläche des Schädels, etwas von links gesehen. *c.o.* Condylus occipit.; *e.o.* Exoccipitale; *f.o.m.* For. occipitale magnum; *f.m.* For. mastoideum; *m.* Mastoid; *p.j.* Proc. paroccipitalis; *p.p.t.* Proc. posttymp.; *s.o.* Supraoccipitale.

Squamosum. Dies ist unrichtig: das Tympanicum ist wohl mit dem Squamosum ankylosiert, aber auf der hinteren Fläche des Schädels nicht sichtbar und das Perioticum ist wenigstens beim jungen Tier (der durch Roth beschriebene Schädel ist unzweifelhaft noch jünger

als der Kopenhagener) ganz frei vom Squamosum: das Mastoid ist äußerlich nur eben sichtbar zwischen Ex- und Supraoccipitale und Proc. posttympanicus (Fig. 79). Wahrscheinlich wird es später durch das Squamosum bedeckt ohne damit zu verwachsen (wie bei *Suidae* und *Hippopotamus*).

Zwischen Mastoid, Supra- und Exoccipitale liegt das For. mastoideum. Roth betrachtet diese Öffnung als besonders charakteristisch für die *Toxodonten* und sieht in dem Umstande, daß sie bei allen *Toxodonten* vorkommt, zusammen mit der Eigenschaft, daß »das Squamosum, mit Tympanicum und Perioticum verwachsen, einen Teil der Hinterhauptsfläche bildet«, einen Beweis für die gemeinschaftliche Abstammung der Familien dieser Ordnung. Hiergegen läßt sich jedoch einwenden, daß das Foramen nicht verschieden ist vom For. mastoideum, das bei *Ungulaten* oft vorkommt (z. B. auch bei *Hippopotamus*), und ferner, daß auch schon bei andern *Ungulaten*, besonders bei den *Suidae* und *Hippopotamidae*, der Proc. posttympanicus in derselben Weise, wiewohl in geringerem Maße, als bei *Toxodon* auf der Hinterhauptsfläche sichtbar ist.

Paukenhöhle.

Bei dem jungen Schädel von *Toxodon platensis* konnte ich mich durch die zerbrochene Wand überzeugen, daß die Bulla, einige niedrige, unregelmäßige Leisten ausgenommen, hohl ist.

Bei demselben Schädel war auch das Squamosum hohl; eine Kommunikation dieser Höhle mit der Paukenhöhle besteht wahrscheinlich nicht. Auch Roth beschreibt Höhlen im Squamosum, aber keinen Zusammenhang mit der Paukenhöhle.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Wie schon oben beschrieben ist, hat die Bulla bei *Toxodon* hinten eine tiefe Rinne. Mit dem Proc. paroccipitalis umschließt diese eine weite Öffnung, welche Zutritt gibt zu einem Kanal, welcher für den Durchgang von Facialis und Zungenbeinbogen gedient haben muß. Ein Tympanohyale konnte ich nicht finden. Burmeister (1864, S. 262) jedoch beschreibt bei *T. burmeisteri* Giebel ein zylindrisches Knöchelchen, womit sich der Zungenbeinapparat vereinigt und das gelegen ist in einer »tiefen Höhle jederseits von der Basis cranii unmittelbar hinter den For. lacera media«; dieses Knöchelchen muß also ein Tympanohyale sein, welches wahrscheinlich wie bei den *Suidae* leicht verloren ging (auch bei dem durch

Burmeister beschriebenen Schädel war es nur an einer Seite vorhanden).

4. Proboscidea.

Bulla ossea.

Das Äußere der Bulla des Elefanten (Fig. 80) ist sehr verschieden von dem der übrigen *Ungulaten*. Sie hat nämlich eine große horizontale Ausbreitung, aber ragt so gut wie nicht nach unten vor. Nach vorn läuft sie spitz zu, streckt sich vorbei dem Petrosum aus und lagert sich über das Pterygoid und Alisphenoid, wodurch das (nach hinten nicht durch das Alisphenoid geschlossene) For. ovale auf der ventralen Seite des Schädels unsichtbar wird. Auch das For. lacerum ant. wird durch sie bedeckt und hierdurch und durch den Spalt zwischen Petrosum und Schädelbasis ist die Bulla von der Schädelhöhle aus sichtbar.

Fig. 80.

Elephas maximus L. (*indicus* L.) var. *sumatranus* Temm., juv., Ventralansicht, vergr. 1/2; das Exoccipitale ist abgenommen. *a.s.* Alisphenoid; *b.* Bulla; *b.o.* Basioccipitale; *c.c.* Can. caroticus; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.p.* For. pneumaticum für die Höhle im Exoccipitale; *f.s.* For. stylomast.; *j.* Jugale; *m.a.s.* Meatus acust. spurius; *o.t.* Orificium tubae; *p.* Petrosum; *p.p t.* Proc. posttymp.; *s.o.* Supraoccipitale; *t.t.* Tympanohyale.

Diese eigentümliche Gestalt wird dadurch verursacht, daß die Bulla, welche auch bei den *Artiodactyla*, am deutlichsten bei den *Suidae*, mit ihrer Spitze etwas nach vorn gerichtet ist, dies bei *Elephas* in noch stärkerem Maße tut. Dabei ist sie gegen den Proc. pterygoideus zu liegen gekommen, wozu jedoch besonders auch die Verlängerung und vertikale Aufrichtung des letzteren beigetragen hat. Dabei ist die Bulla nicht wie gewöhnlich seitwärts, sondern von vorn nach hinten abgeplattet, bei alten Schädeln mehr als bei jungen. Was man von der Bulla äußerlich sieht, ist also haupt-

sächlich die ursprüngliche hintere Wand, während die vordere Wand dem Schädel anliegt; der Übergang zwischen beiden Wänden ist durch die Abplattung der Bulla ziemlich scharf und dies scheint Köstlin zu meinen mit seiner »sehr starken Leiste«, welche die Bulla in eine vordere und hintere Hälfte teilt, welche beide fast senkrecht stehen. Eine Folge der abweichenden Lage der Bulla ist auch, daß das For. lacerum ant. durch sie geschlossen wird und die Carotis int. es nur durch einen vertikalen Kanal in der medialen Wand der Bulla erreichen kann; bei jungen Tieren ist dieser Kanal eine Rinne in der Bullawand (Fig. 80) und erst ziemlich spät schließt sich diese zu einem Kanal. Turner (1848) bemerkt, daß durch den Besitz eines derartigen ganz durch die Bulla gebildeten Can. caroticus die *Proboscidea* von allen andern *Ungulaten* abweichen (vgl. jedoch *Tragulus*, S. 599).

Die Bulla ist also von der Schädelbasis nur durch das For. ovale und hinten durch das kleine For. lacerum post. getrennt. Lateral von diesem letzteren wird der hintere Teil der Bullawand durch das Exoccipitale, welches keinen deutlichen Proc. paroccipitalis besitzt, bedeckt.

Mit dem Squamosum ist die Bulla nicht verwachsen. Dagegen ist sie schon beim Fötus mit dem Perioticum ankylosiert (Huxley, 1864); jedoch bleibt sie durch eine scharfe Rinne von letzterem zu unterscheiden.

Die knöcherne Tuba ist ein ziemlich langer Kanal, welcher gerade nach außen von der vorderen Spitze der Bulla mit dem Orificium tubae endet und ringsum durch die Bulla eingeschlossen wird. Ein Proc. styliformis fehlt. Der Kanal ist zuweilen mehr oder weniger deutlich durch ein Paar von den Wänden sich erhebende Septen, welche sich miteinander vereinigen können, in zwei Abteilungen geteilt, von welchen dann wahrscheinlich die eine für den Tensor tympani und veli dient.

Äußerer Gehörgang.

Huxley (1864) beschreibt den äußeren Gehörgang des Elefanten folgendermaßen: »On the exterior of the skull the squamosal joins the ex-occipital, so that no ‚pars mastoidea' appears upon the surface. The post-glenoidal and post-auditory processes of the squamosal are very large, and bend towards one another inferiorly, so as to meet in the adult skull) and form a spurious external auditory meatus. But besides this, there is a true external auditory meatus which is,

as usual, an outgrowth from the tympanic«. Der letztere verläuft transversal, ist oben offen und nicht lang; den größten Teil seiner Wand finde ich bei einem noch nicht erwachsenen *E. africanus* dünn lamellenförmig, nur der Anfangsteil der unteren Wand, zugleich der einzige, welcher von außen sichtbar ist (der Rest ist in dem falschen Gehörgange eingeschlossen), ist dicker.

Huxleys Beschreibung ist in einer Hinsicht weniger richtig, und zwar darin, daß er an dem falschen Gehörgange einen Proc. postglenoideus sich beteiligen läßt: in Wirklichkeit ist kein Proc. postglenoideus da, sondern vereinigt sich der Proc. posttympanicus mit dem hinteren Rande der Fossa glenoidea selbst. Obschon dasselbe bei den *Suidae* stattfindet, besteht doch wenig Ähnlichkeit mit dieser Familie, indem nämlich der Meatus spurius von *Elephas* einen fast genau horizontalen und transversalen Verlauf hat, in der Verlängerung des durch das Tympanicum gebildeten Gehörganges. Bei dem Fötus (Köstlin) und auch noch bei jungen Tieren sind Proc. posttympanicus und Fossa glenoidea noch durch einen Spalt getrennt (Fig. 80); erst spät schließt sich dieser, indem beide Ränder sich einander nähern, miteinander in Berührung kommen und (wiewohl erst bei sehr alten Tieren) verwachsen. Auch ist bei jungen Schädeln das Mastoid noch äußerlich sichtbar.

Paukenhöhle.

»La caisse ne forme qu'une seule grande cavité, sans cloison dans l'intérieur, mais les parois en sont garnies d'une multitude de lames saillantes qui se croisent dans toute sorte de sens, et qui produisent une multitude de cellules et de sinus irréguliers (Cuvier, Anat. Comp. III). Diese Hohlräume, welche viel weiter sind als die der *Suidae* u. a. und eher zu vergleichen sind mit denen der *Bovidae*, setzen sich auch bis in die untere Wand des durch das Tympanicum gebildeten äußeren Gehörganges fort (*E. maximus*).

Claudius (1865) nennt auch für *Dinotherium giganteum* Zellen in der Paukenhöhle.

Hinten an der Bulla, da wo diese durch das Exoccipitale bedeckt wird, bleibt zwischen ihr und Perioticum eine weite Öffnung offen (Fig. 80), womit eine gleichförmige Öffnung in dem Exoccipitale korrespondiert; diese Öffnung gibt Zutritt zu einem großen zelligen Raum im Exoccipitale, welcher sich bei den von mir untersuchten jungen Schädeln nicht in andre Schädelknochen erstreckt; später soll die Paukenhöhle nach Owen (1868)

auch mit den übrigen diploëtischen Höhlen des Schädels kommunizieren.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das dicke, kurze Tympanohyale liegt zwischen Exoccipitale, Squamosum und Bulla in einer Rinne durch die hintere Wand der letzteren gebildet. Außer bei jungen Schädeln ist es über seine ganze Länge mit der Bulla verwachsen und dadurch wenig deutlich.

Lateral von ihm liegt das For. stylomastoideum. Der dritte Teil des Facialiskanals, welcher längs dem Tympanohyale ventralwärts verläuft, ist in seinem Anfange ganz durch die Bullawand eingeschlossen, während weiter hinauf auch der Proc. posttympanicus und das Tympanohyale sich an seiner Begrenzung beteiligen.

5. Hyracoidea.

Bulla ossea.

Die Bulla von *Procavia* (Fig. 81) ist klein und flach und infolgedessen, gleich vor dem For. jugulare, kaum in Berührung mit dem Basioccipitale. Mehr nach vorn ist sie hiervon und von dem Alisphenoid durch das weite For. lacerum anterius getrennt. Lateral von dem For. lacerum posterius legt sie sich bei älteren Schädeln an den Proc. paroccipitalis. Ihr innerer Rand legt sich an das Petrosum und ist damit in seinem vorderen Teil schon beim neugeborenen Tier verwachsen, während die Bulla übrigens von dem Schädel getrennt bleibt.

Fig. 81.

Procavia, Frontalschnitt.

Im Äußeren stimmt die Bulla sehr mit der von *Galeopithecus* überein. Ihre untere Wand liegt höher als die Schädelbasis; die innere Wand ist ziemlich steil, nach außen geht sie mehr allmählich in den äußeren Gehörgang über.

Das Ostium tympanicum tubae liegt nicht zwischen Petrosum und Bulla, aber durchbohrt die vordere Wand der letzteren. Infolge der geringen Aufblähung der Bulla ist der Sulcus tubarius nur kurz.

Ein Canalis oder Sulcus caroticus wird in dem erwachsenen Schädel nicht angetroffen; bei einem jungen *P. capensis* Pall. finde ich jedoch eine deutliche Rinne in der Bulla, welche nach oben und vorn zum For. lacerum anterius führt.

Parker (1874) fügt seiner Aussage über das Os bullae von *Sus* in einer Fußnote hinzu, daß er bei einem neugeborenen *Hyrax* (= *Procavia*) gefunden habe: »a large bulla, ossified separately from the true tympanic ‚annulus', and evidently formed in a shell of true cartilage« (l. c., S. 320).

Dieses Entotympanicum, welches, wenn man Parker glauben darf, demnach knorpelig vorgebildet sein sollte, muß sehr bald mit dem Tympanicum verschmelzen: bei einer sehr jungen, wahrscheinlich neugeborenen *Procavia capensis* finde ich keine Spur einer Naht in der schon vollständig verknöcherten Bulla.

Äußerer Gehörgang.

Lateralwärts geht die untere Wand der Bulla, etwas ansteigend, allmählich in den Boden eines kurzen, aber weiten zylindrischen Gehörganges über. Außer der unteren Wand wird auch die hintere Wand desselben durch das Tympanicum gebildet; die vordere obere Wand wird lange Zeit nur durch das Squamosum geschlossen, aber verknöchert schließlich gleichfalls vom Tympanicum aus. Dies erklärt die Unterschiede in den Literaturangaben: Köstlin nennt den Gehörgang ganz, George (1875) u. a. nur zum Teil durch das Tympanicum umgeben.

Der tympanale Gehörgang wird nur vorn, oben und hinten durch das Squamosum mit Proc. postglenoideus und posttympanicus eingeschlossen; auf der Grenze von Unter- und Hinterwand besitzt sie jedoch eine lippenförmige Verlängerung, welche nach außen vom Squamosum hervorragt.

Innen ist der Übergang zwischen Bulla und zylindrischem Gehörgange nicht so allmählich wie außen. Der Rand der Bulla setzt sich nämlich in das Lumen fort und bildet so ein vertikales Septum, welches Bulla und Gehörgang trennt (Fig. 81). Diese Zwischenwand, welche auch durch Hyrtl und George beschrieben ist, ragt von der unteren und hinteren Wand bis ungefähr halbwegs in das Lumen des Gehörganges hervor. Der Sulcus tympanicus liegt nach innen von ihr; sie trennt mithin nicht Paukenhöhle und Gehörgang, sondern wohl Recessus meatus und zylindrischen Gehörgang voneinander.

Bei einem sehr jungen Tier finde ich schon einen Anfang eines zylindrischen Gehörganges, doch seine Wand schließt direkt an den Bullarand an; das Septum ist also noch nicht da und muß erst sekundär entstehen. Dies geschieht nicht durch Auswachsen nach

innen zu, sondern wohl durch eine Erweiterung des Lumens des zylindrischen Gehörganges: während nämlich die Bulla beim ausgewachsenen Tier wenig größer ist als in der Jugend, ist der zylindrische Gehörgang viel weiter geworden und sein Boden dabei im Vergleich zu der unteren Wand der Bulla viel tiefer zu liegen gekommen.

Mehrere Autoren, wie Brandt (1870), George (l. c.), v. Klein (1868) u. a. sprechen von einem äußerlich sichtbaren Mastoid, während nach andern (Cuvier, Hallmann, Hollard) das Mastoid bedeckt ist oder fehlt. Das letztere ist richtig, wie überzeugend daraus hervorgeht, daß bei einem jungen Schädel das ganze Petrotympanicum leicht weggenommen werden kann, ohne daß eine Lücke zwischen Squamosum und Exoccipitale entsteht. Die entgegengesetzten Angaben sind offenbar Folge einer Verwechslung mit dem Proc. posttympanicus.

Paukenhöhle.

Im Zusammenhange mit der geringen Entwicklung der Bulla ist natürlich auch die Paukenhöhle klein und ragt auch der äußere Gehörgang nicht nach innen vor.

Die Wand der Bulla ist in zwei Teile geteilt, welche sich durch verschiedene Dicke unterscheiden. Die Grenze zwischen beiden läuft parallel mit dem Sulcus tympanicus, ein wenig nach innen von diesem, längs dem höchsten Rande der Bulla. Äußerlich sind beide Teile nicht zu unterscheiden, innen bildet der laterale dünnere Teil demnach eine grubenförmige Einsenkung nach innen vom Margo sulci, die erste Anlage eines Sinus hypotympanicus (Fig. 81).

Der Boden dieser Einsenkung ist nicht vollkommen glatt, sondern durch unregelmäßige, senkrecht auf den Sulcus tympanicus stehende, niedrige Wülste uneben. Bisweilen können diese mehr wie regelmäßige Leisten aussehen, welche an die des Pferdes erinnern: »La circonférence de l'oreille moyenne,« sagt George (l. c., p. 167), »qui déborde d'une façon notable le cadre tympanique, est occupée, dans près que toute son étendue, mais surtout en arrière et en bas, par les cellules mastoïdiennes[1]. Ces cellules, peu abondantes chez le Daman, occupent toute la circonférence de la caisse tympanique, excepté par en haut. Ce sont de petites cavités assez régulières, peu profondes, séparées par de minces cloisons, qui sont disposées

[1] Siehe über diesen Namen S. 581.

autour du cercle tympanique comme les rayons d'une roue; elles sont largement ouvertes dans la caisse du tympan.« Brandt meint wahrscheinlich dasselbe, wenn er von der »am Grunde mit feinzelligen Wänden versehenen bulla« spricht.

Der Rec. epitympanicus wird nach außen durch das Squamosum abgeschlossen. Das Planum epitympanicum dieses Knochens hat außerdem ein For. pneumaticum, welches Zutritt gibt zu einer ziemlich beträchtlichen Nebenhöhle im Squamosum. Diese besteht aus einer hohlen Kammer, welche, wenigstens im trockenen Schädel, durch zahlreiche kleine Öffnungen kommuniziert mit den kleinen Cellulae, womit das Squamosum gefüllt ist. Die Höhle verursacht ein Hervorragen des Squamosum in das Cavum cranii hinein; äußerlich ist nur eine Aufblähung des Proc. postglenoideus, in welchen sich die Cellulae zu erstrecken scheinen, sichtbar.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Cuvier (Anat. Comp. IV, p. 478) redet beiläufig von einer »apophyse styloide«; Brandt l. c.) hat dieselbe genauer beschrieben als ein kleines, an seinem unteren Ende stark zugespitztes, plattes Knöchelchen, welches beweglich mit der vorderen Fläche des Proc. paroccipitalis verbunden ist; die ausführlichste Beschreibung jedoch rührt von Howes (1897) her.

Dieser beschreibt den »Processus styloideus« von *Procavia capensis* als »found to be invested in a well-differentiated membrane continuous with the tendon of the stylo-glossus muscle, which is produced into a conspicuous fold along its anterior border. At its upper extremity the bone itself tapers away to a point, and is attached by fibrous tissue to the inner border of the stylo-mastoid foramen«.

». . . . If the supposed ‚styloid' be removed, it will be seen that the mastoid bone [d. h. der Proc. posttympanicus; s. S. 624] and the paroccipital process both furnish the surface for its articulation, and that to effect the latter their anterior faces are produced into a keeled outgrowth of a well-marked character. When the parts are in position the ‚styloid' overlies this keeled surface, and it is so firmly held in place by the investing periosteum that play in an outwardly rotatory direction is alone possible.« Das Hyoid ist also opisthotrematisch.

Von diesem »styloid« entspringen nach Howes' weiterer Beschreibung die Muskeln, welche gewöhnlich vom Stylohyale ihren

Ursprung nehmen (Mm. stylohyoideus major, stylopharyngeus und styloglossus). Eine durch Cuvier genannte ligamentöse Verbindung mit dem übrigen Hyoid fand Howes ebensowenig wie Eckhard und Brandt[1].

Abweichend von Brandt fand Howes ferner, daß der sog. Proc. styloideus teilweise knorpelig ist: er ist zusammengesetzt aus »a greater upper portion which is wholly osseous and a lesser lower one in which a small nodule of bone lay buried«. Bei einer jüngeren *P. syriaca* war er ganz knorplig.

Über die Bedeutung dieser beiden Knöchelchen äußert sich Howes folgendermaßen: »Either the upper element must represent the stylo-hyal and the lower a vestigial cerato-hyal, or the lower a vestigial stylo-hyal and the upper the tympano-hyal of Flower.

»The tympano-hyal, as ordinarily understood, lies wholly or in part within the stylo-mastoid foramen. Inasmuch as no traces of a bony element are to be found within the latter in *Hyrax*, I incline to the first [gemeint ist ‚second'?] of the foregoing interpretations, and regard the unossified area as the homologue of the tympano-styloid synchondrosis of other mammalia. Whichever be the correct interpretation, the condition of the parts is novel: if the former [latter?] be justified, in the independence of its assumed tympano-hyal the hyoid of *Hyrax* is unique for that of all known mammals; if the latter [former?], in the extension of its supposed styloid to the lip of the stylo-mastoid foramen it presents a condition unknown elsewhere.«

Bei *P. capensis* finde ich einen Zustand, welcher einigermaßen von dem durch Howes beschriebenen abweicht. Zuerst ist hier der »Proc. styloideus«, wiewohl einem erwachsenen Individuum angehörend, ganz unverknöchert. Die Verknöcherung geschieht also erst spät oder ist fakultativ. Eine Verbindung mit dem Zungenbein finde ich ebensowenig wie Howes. Der Knorpel ist längs dem Facialis zu verfolgen bis innerhalb des For. stylomastoideum und durch die dritte Abteilung des Facialiskanals, nach vorn begrenzt durch den tympanalen Gehörgang, nach hinten durch den Proc. posttympanicus, bis zum rudimentären Mastoid. An derselben Stelle, wo hier das Hyoid das Petrosum erreicht, ist bei einem jungen Tiere die Spitze eines Tympanohyale sichtbar, welches auch selbst,

[1] George beschreibt ein Ligament zwischen Zungenbein und Proc. occipitalis, »l'apophyse styloïde n'existant pas«.

wiewohl mit dem Tympanicum verwachsen, noch ziemlich deutlich zu unterscheiden ist; es ist dünn, aber ziemlich lang und unterscheidet sich von dem der andern *Ungulaten* außer durch seine geringe Entwicklung auch dadurch, daß es mehr nach hinten gerichtet ist, was seine Spitze in Berührung mit dem Mastoid bringt.

Hieraus geht demnach hervor, daß nur die erste Interpretation von Howes die richtige sein kann: das obere der durch ihn beschriebenen Knöchelchen ist das Stylohyale, das untere kann als ein rudimentäres Ceratohyale aufgefaßt werden.

Der Facialis verläuft durch die Paukenhöhle in einem Sulcus und nicht in einem geschlossenen Kanale, wie man aus der Beschreibung von George (l. c., S. 152 schließen könnte. Dann betritt er durch das primitive For. stylomastoideum (zwischen Tympanicum, Mastoid und Tympanohyale) die oben beschriebene dritte Abteilung des Can. Fallopii. Diese Abteilung ist verlängert infolge der Erweiterung des äußeren Gehörganges; hierdurch beteiligt sich an der Umgebung des For. stylomastoideum außer Tympanicum und Proc. posttympanicus auch der Proc. paroccipitalis noch etwas. Bei einem jungen Schädel, wo die Erweiterung des Gehörganges noch nicht angefangen hat, ist letzteres dann auch noch nicht der Fall.

Die Verlängerung des Facialiskanals erklärt zugleich auf einfache Weise die Annäherung des For. stylomastoideum und Stylohyale aneinander, auf welche durch Howes hingewiesen wird (s. oben): das Stylohyale hat sich nicht bis zum For. stylomastoideum ausgedehnt, sondern umgekehrt ist dieses letztere verschoben bis in die Nähe des Stylohyale.

6. Condylarthra usw.

Von den noch nicht besprochenen ausgestorbenen *Ungulaten*-Gruppen, den *Condylarthra*, *Ancylopoda*, *Litopterna*, *Astrapotheria* und *Amblypoda* habe ich keine Objekte untersuchen können, während die Angaben, welche ich darüber in der Literatur angetroffen habe, zu spärlich und unvollständig sind, um sie besonders zu erwähnen. Insoweit ich es beurteilen kann, scheinen einige dieser Gruppen (*Ancylopoda*; *Litopterna*) eine Bulla von dem Typus der *Artiodactyla* gehabt zu haben, während andre (*Condylarthra*, wenigstens zum Teil; *Amblypoda*) wahrscheinlich mehr übereinstimmten mit *Rhinoceros* oder *Tapirus*; ein selbständiges Entotympanicum finde ich jedoch nicht genannt.

Zusammenfassung.

Über die Zusammensetzung der Wand der Paukenhöhle bei den primitiven *Ungulaten* ist mit Sicherheit nichts bekannt. Man kann sich jedoch von Bulla und äußerem Gehörgang dieser »*Protungulaten*« die folgende Vorstellung machen.

Wahrscheinlich war nur die äußere Wand der Paukenhöhle durch das Tympanicum gebildet, die innere und untere Wand durch ein freies Entotympanicum. Nach außen bildete das Tympanicum den Boden des äußeren Gehörganges, welcher ferner durch das Squamosum geschlossen wurde. Dieses hatte einen ziemlich starken Proc. postglenoideus und posttympanicus, welche sich jedoch nicht unter dem Gehörgange vereinigten, und war ferner durch das Mastoid von dem Exoccipitale getrennt. Das Tympanohyale war wahrscheinlich schwach entwickelt und mehr oder weniger nach hinten gerichtet. Unter den recenten *Ungulaten* ist dies letztere nur noch bei *Procavia* der Fall, während für alle übrigen ein deutliches, meistens selbst sehr großes Tympanohyale charakteristisch ist. Diese starke Entwicklung ist besonders eine Folge davon, daß es sich weiter als gewöhnlich längs dem Hyoidknorpel ausdehnt; dies erklärt auch, daß sein Endteil meistens nach vorn umgebogen ist, etwas, wodurch das Tympanohyale der *Ungulaten* von dem aller andern Säugetiere abweicht. Gewöhnlich zusammen mit dem Tympanostyloidknorpel ist es in eine Vagina der Bulla aufgenommen, welche oft sehr tief ist und dadurch wichtigen Einfluß auf die Gestalt der Bulla hat.

In andrer Hinsicht sind es die *Perissodactyla*, welche am wenigsten von dem mutmaßlich ursprünglichen Zustand abweichen. *Tapirus* scheint selbst in einer Hinsicht noch tiefer zu stehen, und zwar durch den Mangel des Entotympanicum; es ist jedoch möglich, daß dieser Knochen mit dem Petrosum verschmolzen ist. Bei *Rhinoceros* ist es vorhanden und verwächst erst spät mit dem Tympanicum, bei *Equus* ist es als selbständiger Knochen nicht bekannt. Unter den übrigen *Ungulaten* ist nur noch bei *Procavia* und *Sus* ein Entotympanicum gefunden, welches frühzeitig mit dem Tympanicum verschmilzt; bei den übrigen ist davon nichts bekannnt und scheint die Bulla (wenigstens bei den recenten Gruppen) nur aus dem Tympanicum hervorzugehen.

Bei den *Perissodactyla* und *Procavia* bleibt die Bulla klein und flach, bei den *Artiodactyla*, den *Proboscidea*, den *Toxodonten* und andern ausgestorbenen Ordnungen bläht sie sich zu einer großen

Blase auf, welche meistens seitwärts mehr oder weniger stark zusammengedrückt ist und deren längste Achse gewöhnlich nach unten und vorn gerichtet ist.

Die Größe der Bulla kann jedoch auch innerhalb der Grenzen dieser Ordnungen sehr variieren. Namentlich bei den *Artiodactyla* ist dies der Fall und es scheint, daß hier, obschon keine feste Regel besteht, doch im allgemeinen eine große, aufgeblähte Bulla primitiver ist. Scott vermutet dieses für die *Oreodontidae* (s. S. 591) und auch bei den *Cervidae* muß wahrscheinlich die kleine Bulla von der mehr aufgeblähten Form abgeleitet werden, welche unter den *Artiodactyla* Regel ist. Oft wird der Unterschied in Größe von Unterschieden in andern Eigenschaften begleitet: so hat die kleine Bulla gewöhnlich eine unebene Oberfläche, ist nicht seitwärts zusammengedrückt und hat einen langen Proc. styliformis. An diesem Fortsatze sind Tuba auditiva und Gaumenmuskeln befestigt; er wird bei der großen Bulla hierin ersetzt durch die Bullawand selbst, welche mit dem Alisphenoid eine Tuba ossea bildet.

Die Bulla schließt einen Sinus hypotympanicus ein. Dessen erste Anlage findet man bei *Procavia*, bei andern ist er größer und oft breitet er sich auch unter dem äußeren Gehörgange aus, dessen Anfangsteil demzufolge in die Paukenhöhle hineinragt.

Dieser Sinus hypotympanicus kann ganz hohl sein mit oder ohne Osteophyten (so bei den *Oreodontidae*, fast allen *Pecora*, *Toxodon*); oft jedoch ist er vollständig oder unvollständig durch knöcherne Zwischenwände in Kammern geteilt. Indem diese Septen sich meistens in allen Richtungen kreuzen, erhält die Bulla eine zellige Struktur (*Proboscidea*, viele *Artiodactyla*). Scott macht es wahrscheinlich, daß dieser Bau in den verschiedenen Fällen, wo er vorkommt, unabhängig entstanden ist: so haben die recenten *Suidae* und *Hippopotamidae* eine zellige Bulla, während sie bei ihrem tertiären Vorläufer *Perchoerus* hohl war und analog hiermit verhalten sich die *Camelidae* und die *Pecora*, unter welchen letzteren eine zellige Struktur nur bei einzelnen *Bovidae* beobachtet ist.

Vielleicht ist in allen diesen Fällen der zellige Bau entstanden aus einem Zustande, wie dieser noch bei *Equus*, einzelnen *Bovidae* und, in erster Anlage, bei *Procavia* vorkommt (und auch unter andern Säugetieren mit einer großen Bulla, wie *Carnivora* und *Rodentia*, ziemlich allemein ist), nämlich eine teilweise Teilung der Bullahöhle in Abteilungen durch von der Wand sich erhebende und von dem Trommelfell radial ausstrahlende Septen. Bei der Aufblähung der

Bulla würden dann die Septen höher geworden sein und sich durch quere Verbindungen vereinigt haben; ein radiärer Bau bleibt gewöhnlich auch bei zelliger Struktur mehr oder weniger deutlich.

Schon sehr junge Bullae des Schweines sind zellig. Die Bälkchen entstehen also nicht sekundär, sondern gleichzeitig mit der Aufblähung der Bulla, nicht anders als es beim spongiösen Knochengewebe der Fall ist. Der Sinus hypotympanicus ist mithin als eine von der Paukenhöhle aus pneumatisierte diploëtische Höhle zu betrachten. Oft geht die Pneumatisation nur von einer oder wenigen kleinen Öffnungen aus (*Hippopotamus*, *Camelidae*, *Tragulidae*, *Tragelaphus*); die Bullahöhle wird dann durch eine fast vollständige kompakte Wand von der eigentlichen Paukenhöhle getrennt (s. Fig. 71, S. 598). In andern Fällen ist diese Wand ganz verschwunden und kommuniziert der Sinus durch mehrere Öffnungen mit der Paukenhöhle (*Sus* [Fig. 67], *Bos*, *Elephas*). Bei totaler Resorption der Knochenbälkchen entsteht die hohle Bulla. Auch hierbei kann die ursprüngliche Wand als Zwischenwand stehen bleiben (*Tragulus*, s. S. 599), wodurch ein Zustand entsteht, welcher an einige *Carnivoren* (besonders *Canis jubatus*) denken läßt.

Im Zusammenhange vielleicht mit der durchweg starken Entwicklung der Bulla kennzeichnen sich die *Ungulaten* durch den fast totalen Mangel an epitympanalen Nebenhöhlen. Es verdient Erwähnung, daß eine solche Höhle mit Sicherheit nur bei *Procavia* bekannt ist, welche sich durch eine kleine Bulla unterscheidet, und daß ferner gerade bei demselben Genus und bei den *Perissodactyla* (*Equus*, *Tapirus*), welche gleichfalls nur eine kleine Paukenhöhle besitzen, der bekannte Luftsack der Tuba vorkommt; eine gewisse Correlation zwischen diesen verschiedenen Lufthöhlen ist demnach nicht zu verkennen. Wahrscheinlich kommt jedoch bei den *Typotheria* neben der großen Bulla auch ein Sinus epitympanicus vor. *Elephas* steht ganz für sich selbst durch den Besitz einer Ausbreitung der Bullahöhle in das Exoccipitale.

Ein wenig entwickelter, nicht ringsum geschlossener Gehörgang kommt unter den recenten *Ungulaten* vor bei *Tapirus*, *Rhinoceros*, *Elephas* und mehreren *Artiodactyla*. Unter den letzteren wird er meistens von einer kleinen Bulla begleitet (*Protoceras* unter den *Tylopoda*, *Cervidae*), während die Formen mit großer, aufgeblähter Bulla einen ringsum geschlossenen Gehörgang besitzen.

Die recenten und einige ausgestorbene *Camelidae* sind dadurch gekennzeichnet, daß der Sinus hypotympanicus sich längs der ganzen

unteren Wand des Gehörganges bis zum Porus acusticus erstreckt. Vielleicht muß in der Längsleiste, welche bei sehr vielen *Artiodactyla* und bei *Toxodon* längs der unteren Wand des Gehörganges verläuft, ein Rudiment einer derartigen Aufblähung gesehen werden.

Gerade umgekehrt wie bei den *Rodentia* besteht bei den *Ungulaten* Neigung zu starker Entwicklung des hinteren Teils des Squamosum, namentlich des Proc. posttympanicus. Hiermit hängt zunächst zusammen eine bei vielen *Ungulaten* anzutreffende ganze oder teilweise Bedeckung des Mastoid, als Folge davon, daß das Squamosum sich über dasselbe bis zum Exoccipitale ausbreitet. Eine zweite Folge ist die Bildung eines Meatus acusticus spurius durch die Verbindung des Proc. posttympanicus unter dem Gehörgange herum mit dem Proc. postglenoideus oder mit dem hinteren Rande der Fossa glenoidea. Hierbei gilt dasselbe, was für die verschiedenen Eigenschaften der Gestalt von Bulla und tympanalen Gehörgang zu beobachten ist, nämlich, daß in verschiedenen Gruppen durch Convergenz derselbe Zustand entstanden sein muß: ein vollständiger falscher Gehörgang kommt vor bei *Rhinocerotidae* und *Titanotheriidae* unter den *Perissodactyla*, bei *Suidae* und *Oreodontidae* unter den *Artiodactyla*, bei *Elephas* und vielleicht bei *Typotherium*, während für die meisten derselben bekannt ist, daß bei ihren weniger spezialisierten Vorläufern Proc. postglenoideus und posttympanicus noch getrennt waren.

Beide Eigenschaften (die Bedeckung des Mastoid und die Entstehung des Meatus spurius) nennt Osborn 1902 unter den Eigenschaften, welche eine Verkürzung des Schädels begleiten.

Die in der Regel reduzierte Carotis bleibt meistens außerhalb der Paukenhöhle und kann eine Rinne, selten (*Proboscidea*, zuweilen bei *Tragulus*) einen Kanal in der Bullawand entstehen lassen. Da wo die innere Wand der Bulla nicht fest an das Petrosum anschließt, kann die Carotis sich durch die Fissura petro-tympanica nach innen verschieben; dieses erklärt die einelnen Fälle (*Ovis*, *Cervidae*), in denen die Carotis durch die Paukenhöhle verläuft. Dies ist hier demnach kein ursprünglicher Zustand wie bei den *Insectivoren*.

XII. Sirenia.

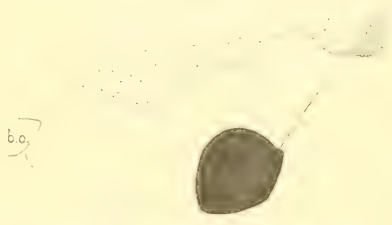
Tympanicum und Wand der Paukenhöhle.

Claudius (1868) beschreibt das Tympanicum von *Rhytina* in der folgenden Weise: Mit dem Felsenbein ist der Paukenring verwachsen; dieser hat auch die drei anderen Geschlechter bezeichnende Eigenthümlichkeit, dass sich von ihm aus nicht nach innen die Knochenmasse einer bulla tympani entwickelt, oder nach aussen zu einem knöchernen äusseren Gehörgang. Die Paukenhöhle hat daher nach unten nicht eine knöcherne Begränzung, sondern nur das Felsenbein bildet nach oben und der Paukenring nach aussen einen knöchernen Abschluss. Letzterer läuft in zwei nach oben gerichtete Hörner aus, die mit dem Felsenbein verschmolzen sind; sie umschliessen mit dem Mittelstück die Ebene des Trommelfells. Die Ansatzlinie desselben bildet im Paukenring einen fortlaufenden Kreis, etwa ein Drittheil desselben und zwar das nach oben liegende fehlt, weil hier das Felsenbein über dem Hammer einen tiefen Einschnitt hat und sich nicht an demselben Spuren von einem Ansatz des Paukenfells finden. An dem Ringe lässt sich besonders unten und hinten eine deutliche Furche erkennen, welche die innere, glatte, von der äusseren, mehr rauhen, Fläche scheidet und eine Andeutung von einem Ansatz des Trommelfelles giebt. Diese Furche hört mit dem hinteren Horne des Paukenrings plötzlich auf. Am vorderen Horne zeigt sich eine vorspringende Knochenkante, und vielleicht geht das Trommelfell auf dieselbe über, wenigstens setzt sie die oben erwähnte Furche fort. Das vordere Horn geht in 2 Fortsätze auseinander, zwischen denen eine vorragende Knochenkante befindlich ist, die mit einem Fortsatze des Hammers verschmilzt, der an den Processus folianus anderer Säugethiere erinnert; nur der mediale dieser beiden Fortsätze ist mit dem Felsenbein verschmolzen. — Auf dem Querschnitte zeigt der Paukenring, die Hörner natürlich ausgenommen, eine elliptische Figur, indem er nach unten in eine Kante ausläuft und ebenso nach oben. Der Falz des Trommelringes liegt an der Aussenseite dieser Kante, so dass das Trommelfell grösser ist, als das Lumen des Ringes. Er hat an der Wurzel des hinteren Horns eine Verjüngung, und hier wendet sich die obere Kante nach innen, so dass die Ellipse des Querschnittes mit ihrem langen Durchmesser von vorn und medianwärts nach hinten und lateralwärts gewandt ist. Von hier ab verbreitert sich der Knochen nach unten zu bedeutend und erreicht die grösste Breite nach vorn und unten.

Während sich das Vorderhorn klein und kurz mit dem inneren Fortsatz an's Felsenbein ansetzt, ist das hintere Horn mehr entwickelt, es zeigt einen nach hinten vorspringenden Fortsatz, welcher der ganzen Länge nach mit einem rauhen Stück des Felsenbeins verschmolzen ist und in unmittelbarer Nähe des knorpligen Anfanges des Os cerato-hyal liegt.«

Mit dieser Beschreibung stimmmen auch die Tympanica von *Halicore* und *Manatus* (Fig. 82) fast buchstäblich überein. Nur ist der Sulcus tympanicus, besonders bei *Manatus*, sehr undeutlich. Das Tympanicum behält demnach die Annulusgestalt; nur ist es besonders längs dem vorderen und unteren Rande stark verdickt (bei *Manatus* in viel höherem Grade als bei *Halicore*) und steht es fast vertikal. Die zwei Fortsätze, in welche, wie auch aus Claudius' Beschreibung hervorgeht, der vordere Schenkel endet, fassen den Sulcus malleolaris mit dem Proc. Folii zwischen sich; der mediale, welcher mit dem Petrosum (Tegmen tympani) verwachsen ist, stimmt also mit der Crista tympanica überein; der laterale bleibt frei. Der hintere Schenkel legt sich längs dem Proc. posttympanicus und ist nicht mit dem Petrosum selbst, sondern nur längs seinem inneren Rande mit dem Tympanohyale ankylosiert. Mit andern Knochen des Schädels ist das Tympanicum nicht verwachsen.

Fig. 82.



Manatus, Frontalschnitt. *b.o.* Basioccipitale.

Bemerkenswert ist die große Härte, welche das Tympanicum der *Sirenia* zeigt, worin sie also mit andern im Meere lebenden Säugetieren (*Pinnipedia, Cetacea*) übereinstimmen.

Nach innen vom Tympanicum tritt am trockenen Schädel das Promontorium ganz frei zutage. Bei einem Fötus von *Manatus* bleibt zwischen beiden nur ein schmaler Spalt offen als Folge des kleineren Inclinationswinkels des Tympanicum und der relativ stärkeren Aufblähung des Promontorium. Später wird der Spalt erweitert durch die Drehung des Tympanicum, welche nur für einen kleinen Teil kompensiert wird durch seine Zunahme in Dicke. Bei erwachsenen Schädeln ist also die Paukenhöhle ventralwärts weit offen.

Die Wand, welche diesen Spalt beim lebenden Tiere schließt,

scheint einen sehr weiten Sack zu bilden. Murie (1874, S. 142) schreibt (für *Manatus latirostris*): »The great cranial fissure [= For. lacerum post. + ant.] is ordinarily closed above by the dura mater, as has been shown; and beneath this is a large sac, connected with the Eustachian tube, and communicating with the tympano-periotic fossa. The lower wall-membrane of this sac reaches from the alisphenoid to the exoccipital and stylo-hyal cartilage, and crosswise from the basiocciput to the tympanic.« Dieser Sack kann nach der Beschreibung und Abbildung (Taf. 22 Fig. 17) wohl nichts andres sein als die Wand der Paukenhöhle, welche demnach wahrscheinlich ganz häutig ist.

Im Zusammenhange mit der Größe der Gehörknöchelchen ist ein weiter Rec. epitympanicus vorhanden, dessen knöcherne Wand bei *Manatus* ganz durch das hierfür schalenförmig ausgehöhlte, dicke Tegmen tympani gebildet wird, während bei *Halicore* in mehr normaler Weise das Squamosum sich daran beteiligt.

Das Petrotympanicum ist nicht mit dem Schädel ankylosirt und liegt nur lose dem Squamosum an. Dieses besitzt einen besonders bei *Manatus* rudimentären Proc. postglenoideus, aber einen gut entwickelten Proc. posttympanicus. Dieser letztgenannte Fortsatz legt sich an das Exoccipitale, bei den recenten Genera jedoch so, daß über der Verbindungsstelle das Mastoid zwischen beiden Knochen sichtbar bleibt, während es bei *Rhytina* nach der Beschreibung von Brandt (1869) ganz von der Schädeloberfläche ausgeschlossen war. Von der Schädelbasis ist das Petrosum getrennt durch die miteinander vereinigten und außerordentlich weiten Foramina lacera.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis verläuft ganz unbedeckt durch die Paukenhöhle. Ein scharf umgrenztes For. stylomastoideum ist am Schädel nicht sichtbar.

Bei beiden recenten Genera ist ein deutliches, kurzes aber dickes Tympanohyale vorhanden, das in seiner ganzen Länge nach außen mit dem hinteren Schenkel des Tympanicum verwachsen ist und in der hinteren Wand der Paukenhöhle liegt. Schon Bischoff (1847) hat es als »Proc. styloideus« beschrieben bei einem jungen Dugong: »Mit ihrem hinteren knorpligen Ende setzen sie [nämlich die vorderen Zungenbeinhörner] sich an einen kleinen, kaum $^1/_2$ Linie grossen, zwischen Schuppe und Trommelfellring liegenden Fortsatz des Felsenbeins, der dem Processus styloideus analog ist. Ausserdem aber ist dieses hintere Ende der kleinen Hörner auch noch durch eine feste Bandmasse mit dem unteren Fortsatze der Seitentheile des Hinter-

hauptbeins verbunden« (l. c., S. 4). Flower (1885) erwähnt gleichfalls das Tympanohyale von *Manatus senegalensis*, spricht aber nur von einer Verbindung des Stylohyale vermittels eines kurzen Ligaments hauptsächlich mit dem Exoccipitale, auch mit Squamosum und Tympanicum, nicht aber mit dem Tympanohyale. Murie (1874) endlich gibt für *Manatus latirostris* an: »To the upper narrow extremity of the stylohyal a strip of cartilage an inch long is fixed, by which it is fastened to the exoccipital.« Da auch bei *Manatus* ein Tympanohyale gefunden wird, ist es sehr wahrscheinlich, daß die durch Bischoff genannte Verbindung zwischen Stylo- und Tympanohyale auch hier vorhanden ist, um so mehr, da hier wie bei *Halicore* von dem Tympanohyale an ventralwärts zwischen Proc. posttympanicus und paroccipitalis eine schwache Konkavität sichtbar ist, offenbar für den Tympanostyloidknorpel bestimmt.

Wir haben also wenigstens bei *Halicore* und wahrscheinlich auch bei *Manatus* einen Zustand des Hyoid, welcher stark an die *Cetaceen* erinnert; es hat außer der Verbindung mit dem Tympanohyale eine sekundäre mit dem Exoccipitale bekommen: es ist also opisthotrematisch.

Zusammenfassung.

Die *Sirenia* zeigen Übereinstimmung mit den *Ungulaten* einerseits und mit den *Cetaceen* anderseits.

Was die ersteren anbelangt, besteht die meiste Ähnlichkeit mit den *Perissodactyla*, namentlich mit *Tapirus*, und zwar in der teilweise häutigen Wand der Paukenhöhle und in den Eigenschaften des Mastoid und der Foramina lacera.

Die Übereinstimmung mit den *Cetaceen*, die wohl nicht anders als durch Convergenz erklärt werden kann, ist größer. So besitzen beide ein lose mit dem Schädel verbundenes Petrotympanicum, welches bei beiden dieselbe Härte und massiven Bau zeigt und wobei das Tympanicum an denselben Stellen (mittels der Crista tympanica und der Spitze des hinteren Schenkels) mit dem Petrosum verwachsen ist. Ferner besteht Übereinstimmung in dem Rec. epitympanicus und schließlich in den Eigenschaften des Hyoid, welches bei beiden außer mit dem Petrosum auch mit dem Exoccipitale vereinigt ist und mithin opisthotrematisch ist.

In der Gestalt des Tympanicum jedoch und in dem gänzlichen Fehlen einer Verknöcherung in der Paukenhöhlenwand weichen die *Sirenia* sowohl von *Ungulaten* als von *Cetaceen* ab und besitzen sehr

primitive Eigenschaften, welche unter den mehr spezialisierten Säugetieren ferner nur bei *Orycteropus* gefunden werden. Auch das Tympanohyale zeigt Ähnlichkeit mit diesem Genus.

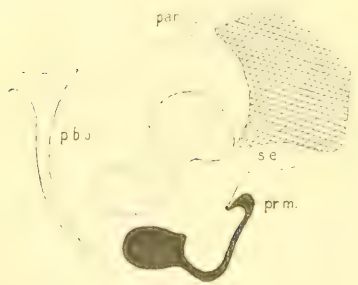
XIII. Cetacea.

Delphinidae, Delphinapteridae.

Die Umgebung des Petrotympanicum.

Der Beschreibung der Bulla selbst soll eine kurze Beschreibung der Umgebung des Petrotympanicum vorangehen, welche bei den *Cetaceen* viele Abweichungen vom normalen Typus zeigt. Sie ist dann auch schon wiederholt beschrieben worden, zuletzt und am ausführlichsten durch Beauregard (1893, für *Delphinus delphis*) und Boenninghaus (1904, für *Phocaena communis*).

Fig. 83.



Tursiops, Frontalschnitt. *par.* Parietale; *p.b.o.* Proc. basioccipitalis; *pr.m.* Proc. medius (conicus posterior); *s.e.* Sinus pneumaticus epitympanicus.

Das Petrotympanicum (Fig. 83) ist nicht mit dem übrigen Schädel verwachsen, sondern nur ligamentös mit ihm verbunden. Der gewöhnlichen Regel gemäß wird es umgeben durch Squamosum, Exoccipitale, Basioccipitale und Alisphenoid. Diese Knochen schließen an beiden Seiten der Schädelbasis eine tiefe, unregelmäßige Mulde zwischen sich ein, in welcher das Petrotympanicum liegt. Medialwärts wird die Wand der Mulde gebildet durch das Basioccipitale und dessen stark erhabenen Rand, den Proc. basioccipitalis (Boenninghaus).

Hinten ist der Proc. basioccipitalis durch einen Einschnitt, die Incisura basi-occipitalis von Boenninghaus, getrennt von dem Proc. paroccipitalis, einem kurzen, aber breiten, lamellenförmigen Fortsatz, welcher mit seiner konkaven vorderen Fläche die hintere Wand der Grube bildet. Das Squamosum schließt unmittelbar an das Exoccipitale an und begrenzt die Mulde lateralwärts. Dieser Knochen ist charakterisiert durch eine starke Verkürzung des hinter der Fossa glenoidea gelegenen Teils, welcher außerdem hinten noch durch das Exoccipitale bedeckt wird. Die Superficies meatus ist also äußerst kurz, wiewohl ziemlich breit, und ein Proc. posttympa-

nicus fehlt. Von dem medialen Rande der Fossa glenoidea entspringt ein freier, medialwärts gerichteter, abgeplatteter Fortsatz, der Proc. falciformis (Beauregard), welcher unten längs dem Alisphenoid verlaufend die vordere Wand der Grube nach vorn einschließen hilft und als die Pars entoglenoidea des Squamosum betrachtet werden muß. Die weitere Vorderwand der Mulde nach oben von dem Proc. falciformis wird durch das Alisphenoid gebildet. Diese Vorderwand ist weniger vollständig und viel niedriger als die weiteren Wände der Einsenkung und trennt sie nur unvollständig ab.

Der nach der Schädelhöhle gekehrte Boden der Mulde ist gewöhnlich nur zum Teil geschlossen durch das Parietale, welches sich innen längs dem Squamosum so weit ventralwärts erstreckt, daß es nicht nur diesen Knochen ganz von der Schädelhöhle ausschließt, sondern auch noch etwas in der Tiefe der Mulde sichtbar ist und lateralwärts einen kleinen Teil ihres Bodens bildet (s. Fig. 83). Es kann jedoch auch vorkommen, daß der Boden der Grube wie bei den *Physeteriden* fast ganz geschlossen ist; Huxley (1864) gibt dieses an für *Delphinapterus* und *Orca* und nach den Abbildungen von v. Beneden und Gervais (1880) ist es auch der Fall bei mehreren andern Genera. Nach Huxley geschieht diese Schließung durch Ausbreitung des Alisphenoid. Übrigens wird der Boden auch da, wo er anfänglich weit geöffnet ist, durch Auswachsen der umgebenden Knochen in höherem Alter mehr und mehr geschlossen; dies ist in Übereinstimmung mit der Regel, welche nach Boenninghaus (l. c., S. 218) für die Schädelöffnungen der *Phocaena* im allgemeinen gültig ist.

Der äußere Eingang zur beschriebenen Einsenkung wird großenteils abgeschlossen durch das Petrotympanicum, welches sich lateralwärts bis zum Squamosum erstreckt, medialwärts fast bis zum Proc. basioccipitalis, welcher die innere Wand der Bulla ganz bedeckt. Das Petrotympanicum teilt die Öffnung demnach in zwei: eine, das For. lacerum ant., vor dem Petrotympanicum; und eine andre, mehr nach hinten gelegene, welche in ihrem lateralen Teil für Zungenbeinbogen und Facialis bestimmt ist, während ihr medialer Teil, welcher mit der Incisura basi-paroccipitalis zusammenfällt, den Vagus, den Glossopharyngeus und die Vena jugularis durchläßt und demnach ein For. lacerum post. ist.

Das Petrotympanicum und die Paukenhöhle.

Die knöcherne ventrale Wand der Paukenhöhle wird ganz durch das Tympanicum gebildet, welches in der Regel frühzeitig mit dem Petrosum verwächst.

Das Tympanicum (Fig. 83) zeigt bei den verschiedenen *Delphinidae* und *Delphinapteridae* wenige Unterschiede. Es ist ausführlich beschrieben namentlich durch Beauregard (1894) für *Delphinus delphis* und durch Denker (1902) und Boenninghaus (1904) für *Phocaena phocaena* (*communis*), während ferner besonders in der systematischen Literatur zahlreiche mehr oder weniger ausführliche Beschreibungen zerstreut sind. Es bildet eine Bulla, welche nach der Regel der im Meere lebenden Säugetiere sehr hart und dickwandig ist. Es ist besonders die mediale Lippe, welche außergewöhnlich verdickt ist. Diese Lippe hat einen etwas nach innen umgeschlagenen Rand, welcher einen weiten Spalt (Fissura petrotympanica) zwischen sich und dem Promontorium offen läßt. Außerdem gibt es noch zwei Eigenschaften, welche der Bulla ihr charakteristisches Äußere verleihen. Zuerst ist die Unterfläche hinten durch eine tiefe Längsrinne in zwei Lappen geteilt; »de ces deux lobes l'externe répond au fond de la gouttière tympanique; il est donc creux; l'interne au contraire est plein et formé tout entier par la lèvre interne massive« (Beauregard, 1894). Die Rinne wird durch Bindegewebe angefüllt (Boenninghaus). Und sodann ist das Orificium tubae, welches nichts andres ist als der vordere Teil der Fissura petrotympanica, besonders weit und namentlich hoch, infolgedessen die Bulla nach vorn als Halbkanal verlängert ist und eine längliche Gestalt annimmt. Bei *Globicephalus* ist die Verlängerung nach vorn scharf zugespitzt.

Die äußere Gehöröffnung liegt infolge dieser rinnenförmigen Verlängerung der Bulla in der hinteren Hälfte der äußeren Wand dieser letzteren. Es besteht ein sehr kurzer äußerer Gehörgang, welcher durch frühere Autoren gewöhnlich übersehen worden ist, jedoch nicht immer, wie Boenninghaus meint; auch Flower redet z. B. oft von einem »Meatus auditorius externus«. Auch Beauregard beschreibt ihn ausführlich, ohne ihn jedoch, wie es scheint, als äußeren Gehörgang erkannt zu haben. Seine Wand ist äußerst unregelmäßig. Vordere und untere Wand bilden einen scharfen Winkel mit dem Trommelfell und bilden so einen Rec. meatus. Dieser bildet den ansehnlichsten Teil des knöchernen Gehörgangs, welcher ferner nur

durch die Dicke der Wände noch etwas verlängert ist. Indem vordere und untere Lippe des Gehörgangs äußerlich getrennt sind durch eine tiefe Rinne, welche von dem unteren vorderen Winkel der Gehöröffnung aus ventralwärts verläuft, haben beide Lippen jede für sich das Äußere eines selbständigen Fortsatzes: die vordere Lippe ist der Proc. sigmoideus (»apophyse sygmoide«) von Beauregard, die kurze, höckerförmige untere Lippe ist der Proc. conicus posterior »apophyse conique postérieure«) von Beauregard, der Proc. medius von Boenninghaus. Der erstere ist in der unteren Hälfte seiner nach der Paukenhöhle zugekehrten Fläche ausgehöhlt (Beauregard); die Aushöhlung liegt nach außen vom Sulcus tympanicus und bildet also eine kleine Ausbauchung des äußeren Gehörganges. Dagegen kommuniziert die ebenfalls durch Beauregard beschriebene Aushöhlung des Proc. conicus post. mit der Paukenhöhle unter dem Sulcus und hat zur Folge, daß dieser letztere ein wenig nach innen in die Paukenhöhle hervorragt (s. Fig. 83). Der Gehörgang besitzt ferner eine kurze hintere und obere Wand: die erstere wird durch den Stiel des später zu beschreibenden Proc. posterior des Tympanicum gebildet, die letztere durch eine ungefähr horizontale Leiste, welche von diesem Fortsatze (bei *Delphinus delphis* dagegen nach Beauregard von dem Mastoid nach vorn geht und nur durch einen engen Spalt vom Proc. sigmoideus getrennt bleibt; beide Teile (Stiel und Leiste) des Proc. posterior springen bei *Tursiops* noch etwas nach außen vom Trommelfell vor; bei *Phocaena* ist es mit dem Stiel nicht der Fall und ist an dieser Stelle demnach ein Defekt im Gehörgang vorhanden (Boenninghaus).

Durch den genannten engen Spalt kommuniziert die äußere Gehöröffnung, wie Beauregard beschreibt, mit einer zweiten Öffnung, welche ebenfalls in die Paukenhöhle führt und nach oben durch das Petrosum (Tegmen tympani) eingeschlossen wird; diese Öffnung, die Apertura petro-tympanica »orifice petro-tympanique« von Beauregard (hiatus epitympanicus Boenninghaus), durch welche ein Luftsinus mit der Paukenhöhle kommuniziert, führt in den Rec. epitympanicus und Malleus und Incus sind durch sie von außen her sichtbar. Boenninghaus betrachtet sie als »eine dem Walohr eigentümliche Lücke«, welche ihre Entstehung einer starken Auftreibung der lateralen Bullawand zu danken hat, wodurch zugleich auch das Trommelfell vom Hammer entfernt wird. »Denn mit ihr [nämlich jener Auftreibung] wurde auch der Trommelfellring und mithin auch seine obere Unterbrechung, die Incisura Rivini, nach außen

abgerückt. So entstand zwischen dieser Incisur und dem Perioticum ein Spalt, der Hiatus epitympanicus« (l. c., S. 257). Dieser Spalt würde jedoch ohne die Aufblähung ebensogut bestehen; er stimmt überein mit dem Raum, welcher bei allen Säugetieren zwischen der Pars tensa des Trommelfells und dem Rande des Tegmen tympani besteht und welcher gewöhnlich durch Squamosum und Membrana flaccida geschlossen wird. Wenn das Petrotympanicum seine natürliche Lage im Schädel einnimmt, sieht man, daß an dieser Stelle das Squamosum an das Tegmen tympani stößt und ein Dach bildet über die Apertura petrotympanica, während nach vorn ein Spalt frei bleibt, für den Luftsinus bestimmt. Dieses durch das Squamosum gebildete Dach ist die ursprüngliche laterale Wand des Rec. epitympanicus, welche eine Reduktion erfahren hat, wahrscheinlich im Zusammenhange mit der Entstehung des Luftsinus. Ein ähnlicher Zustand kommt auch vor bei vielen *Ungulaten* und ist also keine Eigentümlichkeit der *Cetaceen*.

Vor dem Proc. sigmoideus ist der Rand der Bulla verdickt und nach innen umgeschlagen, so daß ein nach dem Inneren der Paukenhöhle gerichteter Fortsatz gebildet wird; dieser ist die »apophyse conique antérieure« von Beauregard. Boenninghaus nennt ihn Proc. tubarius, da er zur Anheftung der Tuba Eustachii dient und vergleicht ihn richtig mit dem ähnlichen Fortsatze einiger *Ungulaten*. Er verwächst mit dem Tegmen tympani (dem Proc. anterior periotici von Boenninghaus). Zwischen diesem Fortsatze und dem Proc. sigmoideus liegt zwischen dem Rande der Bulla und dem Tegmen tympani eine kleine Öffnung, die Fissura Glaseri (Boenninghaus). Boenninghaus nennt Proc. tubarius und sigmoideus zusammen Proc. anterior ossis tympanici. Dieser Fortsatz hilft eine Einsenkung in der äußeren Wand des Petrotympanicum begrenzen; medial wird diese eingeschlossen durch den Proc. tubarius, nach hinten durch den Proc. sigmoideus, nach oben durch den Rand des Tegmen tympani; in ihrem Boden liegt die Fissura Glaseri. Diese Grube ist der »Schalltrichter« von Boenninghaus.

Außer hier sind Petrosum und Tympanicum übrigens nur noch an einer Stelle miteinander vereinigt. Hinter und über der äußeren Gehöröffnung besitzt das Tympanicum nämlich einen breiten und massiven Fortsatz (Proc. petrosus Denker, Proc. posterior Boenninghaus), welcher durch einen schmäleren Verbindungsteil mit der Bulla zusammenhängt. Bei *Globicephalus* ist dieser Fortsatz lang, seitwärts gerichtet und zugespitzt und zeigt durch diese stär-

kere Entwicklung eine Annäherung an die *Physeteriden*. Der Verbindungsteil ist oft durchbohrt durch eine nach hinten schauende Öffnung, die Apertura posterior (»orifice postérieur«) von Beauregard, und der Fortsatz hängt dann mit dem Tympanicum durch zwei lateral zueinander liegende Knochenschenkel zusammen. Die Öffnung läßt einen Luftsack der Paukenhöhle durch (s. unten). Sie kommt z. B. vor bei *Delphinus delphis* (Beauregard) und *Tursiops tursio* und fehlt bei *Phocaena phocaena* (Boenninghaus; Denker erwähnt sie hier, aber kann damit nichts andres meinen, als das hintere Ende der Fissura petrotympanica) und *Globiceps* (Beauregard).

Nach innen und vorn legt sich an den Proc. petrosus ein ähnlicher Fortsatz des Petrosum an (der Proc. tympanicus von Denker); dieser Fortsatz ist als Pars mastoidea zu betrachten. Bei jungen Tieren sind beide Fortsätze, der vom Petrosum und der vom Tympanicum, durch eine Naht getrennt; später verwachsen sie miteinander und bilden zusammen einen kurzen und dicken, höckerförmigen, nach hinten und ein wenig nach außen gerichteten Fortsatz. Es ist dieser Fortsatz, welcher hauptsächlich das Petrotympanicum am Schädel befestigt, und zwar auf der Grenze von Exoccipitale und Squamosum in einer durch diese beiden Knochen zusammen gebildeten, mehr oder weniger deutlichen Grube. Nur der zum Tympanicum gehörende Teil des Fortsatzes ist äußerlich sichtbar in dem Winkel, welcher durch den unteren Rand des Squamosum und des Exoccipitale gebildet wird. Das Mastoid dagegen ist, wie auch Beauregard bemerkt, ganz bedeckt.

Die Carotis int. verhält sich nach den Beschreibungen von Beauregard und Boenninghaus bei *Delphinus* und *Phocaena* folgendermaßen. Embryonal noch gut entwickelt ist sie beim ausgewachsenen Tiere rudimentär. Sie erreicht durch das For. lacerum post. die hintere Wand des Petrotympanicum und tritt dann in der Nähe des Facialis und unter der Fen. rotunda zwischen Tympanicum und Petrosum in die Paukenhöhle ein. Infolge des Offenbleibens der Fissura petrotympanica ist kein scharf umschlossenes For. caroticum post. vorhanden, sondern es ist der caudale Teil der Fissur selbst, wodurch die Carotis eintritt. Innerhalb der Paukenhöhle läuft sie längs dem Promontorium, umgeben durch ein venöses Corpus cavernosum, welches durch die Fissura petrotympanica in die Paukenhöhle eindringt. Sie verläßt die Paukenhöhle wieder durch das vordere Ende der Fissura petrotympanica, durchbohrt hier das Vestibulum

pneumaticum (s. unten) und verfolgt ihren Weg nach dem For. caroticum des Schädels.

Eine Arteria stapedia fehlt.

Schon lange bekannt sind die großen Luftsäcke der *Delphinidae*, welche durch Ausstülpungen der Schleimhaut der Paukenhöhle entstehen und mit dieser Höhle durch die verschiedenen Öffnungen ihrer Wand zusammenhängen. Da die Säcke nur häutige Wände haben, soll hier hauptsächlich nur die Art, in welcher sie mit der Paukenhöhle kommunizieren, näher besprochen werden. Nach der letzten und ausführlichsten Beschreibung des Walfischohres von Boenninghaus sind bei *Phocaena phocaena* zwei Systeme dieser Sinus zu unterscheiden:

1) Die vorderen Höhlen gehen von einem centralen Raume, dem Vestibulum pneumaticum, aus; dies letztere kommuniziert mit der Tuba und auch durch das Orificium tubae direkt mit der Paukenhöhle. Dies ist wahrscheinlich die Ursache der großen Weite der Tubaöffnung. Ein Teil dieser Höhlen wird in einer Konkavität des Pterygoid aufgenommen.

2) Die hinteren Höhlen gehen unmittelbar von der Paukenhöhle aus. Hierzu gehören:

a) Der Sinus pneumaticus peribullaris (zwischen Tympanicum und Proc. basioccipitalis), welcher mit der Paukenhöhle durch die Fissura petrotympanica, ventral von dem obengenannten Corpus cavernosum, kommuniziert.

b) Der Sinus pneumaticus peripetrosus, welcher das Petrosum umgibt und mit der Paukenhöhle in Verbindung steht an ihrem hinteren Ende, zwischen Facialis und Carotis, also gleichfalls durch die Fissura petro-tympanica.

c) Der Sinus pneumaticus paroccipitalis (»sac postérieur« von Beauregard) ist klein und liegt in der Konkavität des Proc. paroccipitalis; bei *Phocaena* ist er ein Appendix des Sinus peripetrosus; bei *Delphinus* hängt er mit der Paukenhöhle zusammen durch die (bei *Phocaena* fehlende) Apertura posterior (Beauregard).

d) Der Sinus pneumaticus epitympanicus (»sac moyen« von Beauregard), gleichfalls klein, erstreckt sich hauptsächlich unter dem Proc. falciformis des Squamosum und kommuniziert mit der Paukenhöhle durch den Hiatus epitympanicus: er ist demnach als eine Ausstülpung der Membrana flaccida zu betrachten.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis verläuft in der gewöhnlichen Weise von der Apertura tympanica längs dem Perioticum durch eine Rinne, welche mit dem For. stylomastoideum endet. Diese Öffnung wird nur durch das Petrosum umgeben und hängt zusammen mit dem caudalen Ende der Fissura petrotympanica, wovon sie also eine Ausbauchung bildet. Unmittelbar außerhalb des For. stylomastoideum biegt der Facialis lateralwärts um und bildet eine Rinne in dem Proc. posterior des Petrotympanicum. Bei *Tursiops tursio* hat der dorsomediale Rand des For. stylomastoideum eine tiefe, nur durch eine enge Kommunikation mit ihm vereinigte Ausbiegung, welche wahrscheinlich die Fossa musc. stapedii vorstellt.

Nach älteren Angaben von Hallmann u. a. ist das Zungenbein am Exoccipitale befestigt. Stannius (1846, S. 367) widersprach dieser Mitteilung und fand bei *Phocaena* und *Monodon*, sowohl beim Fötus wie bei erwachsenen Tieren, die gewöhnliche Befestigung des Zungenbeins am Petrotympanicum. Dieser Widerspruch läßt sich dadurch erklären, daß beide Verbindungen vorkommen: Flower (1885) beschreibt dies für *Globicephalus melas* folgendermaßen: »The stylohyal is connected above by a slender cartilaginous rod to a small ossified tympanohyal, which becomes ankylosed to the periotic in the usual situation, close to the stylomastoid foramen; it has also a strong ligamentous attachment to the prominent rough paroccipital process of the exoccipital.« Das Hyoid zeigt in dieser Hinsicht demnach große Übereinstimmung mit den *Sirenia* und ist wie bei diesen opisthotrematisch. Es ist mir jedoch weder bei *Globicephalus*, noch bei andern Arten gelungen, ein Tympanohyale zu finden.

Platanistidae.

Die Umgebung des Petrotympanicum.

Insoweit aus der Literatur (besonders Eschricht, 1851, Flower, 1869[c] und Anderson, 1878) zu schließen ist, ist die Umgebung des Petrotympanicum bei den *Platanistidae* wenig verschieden von der der *Delphinidae*. Der wichtigste Unterschied ist, daß bei *Platanista* die muldenförmige Vertiefung für das Petrotympanicum nach vorn teilweise durch das ausgehöhlte Pterygoid auf eine ähnliche Weise abgeschlossen wird, wie es bei den *Balaenidae* der Fall ist. *Inia* zeigt diese Eigentümlichkeit jedoch nicht, während in *Stenodelphis* (*Pontoporia*) *blainvillei* eine Zwischenform zwischen beiden gefunden

wird Flower). Der Proc. falciformis (»Camperscher Haken« von Eschricht) ist nach Eschricht bei *Platanista* stark entwickelt.

Anderson beschreibt bei *Platanista* einen Proc. posttympanicus, »projecting downwards and backwards from the squamous portion and forming one-half of the upper boundary in young skulls, and in adults the whole of the posterior wall of the external auditory meatus« (l. c., S. 513).

Der Boden der Mulde ist bei *Inia* (Flower) und bei *Platanista* (Eschricht) weit offen wie bei *Phocaena*. Jedoch ist bei älteren Exemplaren von *Platanista* nach Anderson die Öffnung in ein For. lacerum ant. und post. geteilt.

Das Petrotympanicum.

Auch das Petrotympanicum selbst stimmt bei *Platanista*, wie besonders aus der ausführlichen, aber nicht sehr deutlichen Beschreibung von Anderson und ferner aus der von v. Beneden et Gervais (1880) hervorgeht, in der Hauptsache überein mit den *Delphinidae*, so daß ich es hier nicht ausführlich zu beschreiben brauche. Das Tympanicum ist (wie bei *Globicephalus* unter den *Delphinidae*) nach vorn zugespitzt, bei *Inia* in geringerem Maße als bei *Platanista* (Flower).

Im Gegensatz zu den *Delphinidae* fällt bei *Platanista* das Petrotympanicum bei der Maceration nicht aus, sondern wird durch die umgebenden Knochen auf seinem Platze gehalten. Dieser Zustand kommt nach Eschricht zustande durch die starke Entwicklung des Proc. falciformis. Nach Anderson hilft auch das Pterygoid daran mit; er beschreibt wenigstens den vorderen Teil des Petrosum als: »a powerful inwardly curved hook, convex from before backwards, presenting above on its inner border an upwardly projecting sharp conical, sometimes style-like process, that fits into a vacuity between the posterior and external plates of the pterygoid« (l. c., S. 514). Hierin besteht also eine Annäherung an die *Physeteridae* und *Balaenidae*. Auch der Proc. posterior des Petrotympanicum scheint bei *Platanista* etwas mehr entwickelt zu sein als bei den *Delphinidae*, zu urteilen wenigstens nach den Beschreibungen von Eschricht und Anderson; der letztere beschreibt das Mastoid in dieser Weise: »The under surface of this portion of the posterior division of the periotic presents two powerful, fang-like processes, the anterior of which fits into the deep pit on the postauditory process of the squamosal, the posterior being embraced by the exoc-

cipital and the vaginal process of the tympanic. The deep notch between these two processes is completely occupied by the inner and posterior walls of the postauditory pit, which so grasp and embrace the anterior process that the periotic can only be removed by fracturing the walls of the pit« (l. c., S. 515). Daneben beschreibt Anderson auch den Proc. posterior des Tympanicum[1], welcher viel weniger entwickelt sein soll als die Pars mastoidea; ist das richtig, so unterscheidet sich *Platanista* hierin demnach von den *Physeteridae*, wo das Umgekehrte der Fall ist. In Abweichung von Eschricht läßt also Anderson (und ebenso Hyrtl, 1845) die Befestigung des Petrotympanicum durch den Proc. posterior stattfinden.

Bei *Inia* und *Stenodelphis* sind die Petrotympanica in ebenso loser Verbindung mit dem Schädel wie bei den *Delphinidae* (Flower).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Eschricht beschreibt bei *Platanista* eine Verbindung des Knorpels des vorderen Zungenbeinhorns mit dem Proc. paroccipitalis, also ganz in Übereinstimmung mit den *Delphinidae*.

Physeteridae.

Die Umgebung des Petrotympanicum.

Die Umgebung des Petrotympanicum weicht nicht erheblich von den *Delphinidae* ab. So stimmt nach Beauregard (1893) bei *Physeter macrocephalus* diese Gegend des Schädels fast vollkommen mit *Delphinus* überein. Eine ausführliche Beschreibung ist also überflüssig; nur sei erwähnt, daß auch ein Proc. falciformis vorhanden ist und bei *Physeter* schon beschrieben und abgebildet ist durch Camper (1820, S. 108 und Taf. 20 und 22). In Abweichung von den *Delphinidae* trägt er hier zur Befestigung des Petrotympanicum am Schädel bei: »Jener Camper'sche Haken des Schläfenbeins«, sagt Eschricht (1849) in seiner Beschreibung von *Hyperoodon*, »umklammert den Labyrintheil so innig, dass dieser, wenn auch vollkommen abgebrochen, dennoch nur durch einen gewissen Handgriff abgenommen werden kann, ohne den Haken zu zerbrechen.«

Die Öffnung, wodurch der Boden der Mulde, worin das Petrotympanicum liegt, mit der Gehirnhöhle kommuniziert, ist nach der Beschreibung von v. Beneden et Gervais (1880, S. 368) bei *Hypero-*

[1] Und zwar unter dem Verwirrung veranlassenden Namen von »small bulla«, dem gegenüber dann der Proc. sigmoideus als »great bulla« beschrieben wird.

odon in drei kleine Öffnungen geteilt, so daß: »le bulbe auditif interne, dont la face supérieure se voit cependant très-bien dans la cavité crânienne chez le foetus, n'est plus apparente dans cette cavité chez l'adulte, et il existe à sa place un trou distinct conduisant au canal auditif interne. En arrière de ce trou se voient le trou déchiré postérieur .... Le trou déchiré antérieur[1] se voit en avant de l'auditif«. Die übrigen *Ziphiinae* sind nach den genannten Forschern, insoweit untersucht, in dieser Hinsicht wenig verschieden von *Hyperoodon*, im Gegensatz zu den *Balaenidae* und den *Platanistidae*.

Das Petrotympanicum.

Auch das Petrotympanicum selbst zeigt im allgemeinen eine große Ähnlichkeit mit dem der *Delphinidae*. Bei *Mesoplodon* sind nach v. Beneden et Gervais Petrosum und Tympanicum nicht miteinander verwachsen.

Die Längsrinne auf der unteren Seite der Bulla verhält sich verschieden: »The tympanic bone of *Mesoplodon* is quite different from that of *Ziphius*, the groove between the lobes at the posterior end being very well marked as in the true Dolphins, wheras in *Ziphius* it is obsolete. In *Hyperoodon* also it is scarcely apparent, while in *Berardius* it is nearly as well marked as in *Mesoplodon*. Thus, by the form of this very characteristic bone *Ziphius* allies itself to *Hyperoodon*, and *Mesoplodon* to *Berardius*, and the two former approach nearest to *Physeter*, and the latter to the less-modified Dolphins« (Flower, 1879).

Von der Umgebung der äußeren Gehöröffnung ist mir keine ausführliche Beschreibung bekannt, aber soweit aus den Abbildungen, besonders denen von Flower (1874), zu schließen ist, liefert sie keine wichtigen Unterschiede von den *Delphinidae*, außer daß die Kommunikation zwischen Gehöröffnung und Hiatus epitympanicus weiter zu sein scheint, wie das auch bei den *Balaenidae* der Fall ist.

Ein in das Auge springender Unterschied von den *Delphinidae* ist, daß das Petrotympanicum, wiewohl nicht mit dem Schädel verwachsen, doch so zwischen den umgebenden Knochen eingefügt ist, daß es bei der Maceration nicht herausfällt. In der Hauptsache ist der Proc. falciformis hiervon die Ursache, dadurch, daß er sich unter das Tegmen tympani legt und dieses in seiner Lage hält. In seiner Beschreibung von *Hyperoodon* sagt Gerstäcker (1887): »Hier-

[1] Nach Gerstäcker (1887) ist dies das Foramen ovale.

zu trägt übrigens außerdem noch ein platter, zackiger Ausläufer der unteren Wurzel des Flügelbeins bei, welcher von vorn her sich schräg vor die Innenwand des Os perioticum legt, ohne dieselbe freilich direkt zu berühren. Ferner wird das Petrotympanicum in seiner Lage gehalten durch die starke Entwicklung des Proc. posterior des Tympanicum. Flower (1869[b]) beschreibt diesen Zustand (welcher zuerst durch Eschricht, 1849, bei *Hyperoodon* bemerkt zu sein scheint bei *Physeter* folgendermaßen: »Their principal peculiarity is the development of a large mass of curiously laminated bone from the posterior and outer end of the tympanic, close to its attachment to the petrosal. This is 6″ long, and thicker at its outer than at its attached extremity. It is composed of a large number of distinct thin plates, only held together by their common attachment to the tympanic. The whole mass partly overlaps and embraces the hinder edge of the squamosal, and partly fits into a groove between the latter and the exoccipital, and serves to attach the petro-tympanic much more firmly to the cranium than is the case with other Toothed Whales. It evidently corresponds to the strong tenon-like process of corresponding situation and function in the Whale bone-Whales. The continuous edge of the squamosal has a laminated character, the ridges and grooves on its surface exactly fitting into those of the appendage to the tympanic« (l. c., S. 321). Der Fortsatz liegt demnach auf derselben Stelle wie der entsprechende Fortsatz der *Delphinidae* und ist wie hier äußerlich sichtbar. Die Pars mastoidea dagegen ist bedeckt und nicht größer als bei den *Delphinidae*; es scheint, daß sie nicht mit dem Fortsatze des Tympanicum verwächst. Wenigstens bei *Hyperoodon* besitzt dieser Fortsatz keine Apertura posterior (Beauregard, 1894, S. 395).

Flower (1874) sagt, indem er von dem Proc. posterior des Tympanicum von *Berardius arnouxi* redet: »This process so closely occupies the position of the ‚mastoid' in ordinary Mammals, that it has very naturally received that name; but its exact homology must be clared up by a study of its development: for it differs from the ordinary mastoid in being united to the tympanic instead of the periotic« (l. c., S. 218). Ich glaube jedoch, daß die Möglichkeit einer solchen sonderbaren Verbindung zwischen Tympanicum und Mastoid wohl ziemlich ausgeschlossen ist. Vorerst würde man dann eine Trennung zwischen Petrosum und Mastoid annehmen müssen, wovon kein einziges Beispiel bekannt ist, und außerdem kann man den Fortsatz, wenn man ihn als einen Teil des Tympanicum betrachtet,

sehr gut als einen sehr modifizierten Teil des äußeren Gehörganges betrachten. Seine Wurzel liegt, wie bei den *Delphinidae*, unmittelbar hinter der äußeren Gehöröffnung. Der Fortsatz ist demnach ein Auswuchs des hinteren Randes dieser Öffnung und ist also morphologisch als die hintere Lippe eines knöchernen Gehörganges zu betrachten. Seine abnormale Lage ist dadurch zu erklären, daß der Proc. posttympanicus und das Mastoid, welche bei andern Säugetieren den äußeren Gehörgang vom Exoccipitale trennen, fehlen (bzw. reduziert sind), infolgedessen der Gehörgang direkt gegen das Exoccipitale zu liegen kommt.

Cuvier et Laurillard erwähnen (in Cuviers Anat. Comp. II, S. 374) für *Mesoplodon bidens* Sow. (»*Delphinorhynchus micropterus*«) ein freies, nicht mit dem Petrosum vereinigtes »Mastoid«. v. Beneden (1863) nennt es auch für »*Ziphius indicus*« und v. Beneden et Gervais bilden es ab für *Mesoplodon Sowerbensis* (= *bidens* Sow.) und erwähnen es auch für andre *Mesoplodon*-Arten. Für *Mesoplodon bidens* beschreiben sie es folgendermaßen: »Il existe un mastoïdien distinct à tous les âges et facile à détacher de son enclave entre l'occipital latéral et le temporal. C'est lui qui forme la saillie mastoïdienne par la partie libre de sa surface, mais le rocher proprement dit est très-court, quoique un peu plus apparent que celui des Delphinidés, et lorsqu'on en sépare le bulbe auditif auquel il n'adhère encore que par simple application dans notre sujet le plus âgé au lieu d'être synostosé avec lui, il s'en détache par sa face élargie comme cela a lieu chez les autres Cétacés non encore adultes et reste attenant à la caisse auditive« (l. c., S. 398) und für *M. grayi:* »Les mastoïdiens restent séparés des temporeaux . . . C'est sur leur partie interne que s'insère l'os de la caisse comme cela se voit chez le Berardius« (l. c., S. 517). Malm (1886) und Aurivillius (1887) beschreiben dieses sog. »Mastoid« als ohne Sutur mit dem Tympanicum vereinigt, was übrigens nach der Beschreibung zu urteilen auch bei den durch v. Beneden et Gervais untersuchten Exemplaren der Fall gewesen zu sein scheint. Jedenfalls sind in ihren Figuren (Taf. XXVI Fig. 1 b und LXII Fig. 1 b) Lage und Gestalt des »Mastoid« ganz in Übereinstimmung mit denen des Proc. posterior des Tympanicum der andern *Physeteridae* (eine Übereinstimmung, welche auch durch Hyrtl und durch Eschricht bemerkt ist) und aus ihren Abbildungen des Tympanicum (Taf. XXVI Fig. 4 und 4 a) geht hervor, daß dieser Fortsatz auch bei *M. bidens* vorhanden ist, wiewohl er ferner im Texte nicht genannt wird. Ich achte es also nicht zweifelhaft, daß

das sog. »Mastoid« nichts andres ist als der Proc. posterior des Tympanicum. Auch falls es zuweilen nicht mit dem Tympanicum verbunden und also ganz frei sein sollte, beweisen Gestalt und Lage genügend, daß es dieser Fortsatz ist, welcher dann in jenem Falle sekundär von dem Tympanicum abgeschnürt sein würde.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Über den Verlauf des Facialis und über die Befestigung des Zungenbeins an dem Schädel finde ich keine genaue Angaben; wahrscheinlich weichen beide nicht von den *Delphinidae* ab.

Balaenidae, Balaenopteridae.

Die Umgebung des Petrotympanicum.

Bei *Balaenoptera musculus* ist, ebenso wie Beauregard (1893, S. 199) es für *B. rostrata* erwähnt, die Umgebung des Petrotympanicum in der Hauptsache der der *Delphinidae* gleich. Die wichtigsten Unterschiede (worin *B. rostrata* ganz mit *musculus* übereinstimmt) sind die folgenden.

Zwischen Alisphenoid und Proc. falciformis hat sich das Pterygoid hineingedrängt; es enthält eine weite Höhle, welche eine Verlängerung nach vorn bildet von der Mulde, worin das Petrotympanicum liegt. Beauregard beschreibt diese Höhle im Pterygoid folgendermaßen: »Cette fosse ouverte en bas et en arrière, est limitée en dedans par une crête élevée fournie par le ptérygoïde, en avant par une apophyse digitiforme du ptérygoïde qui fait saillie en dedans, au-dessous de la crête susdite et qui limite entre elle et cette crête un espace dans lequel passe la trompe d'Eustache.« Der Proc. falciformis hat durch diese Ausbreitung des Pterygoid eine einigermaßen andre Lage erhalten: er ist mehr nach vorn gerichtet und stößt mit seiner Spitze an einen mehr nach vorn gelegenen Teil der Pars entoglenoidea des Squamosum. Zwischen beiden bleibt eine Öffnung bestehen, welche nach Eschricht (1849) und Beauregard den Trigeminus durchläßt.

Der am meisten ins Auge springende Unterschied gegenüber den *Delphinidae* ist eine starke Verbreiterung der Superficies meatus. Diese hat dadurch die Gestalt einer langen, nach außen und etwas nach hinten gerichteten Rinne, deren vordere bzw. hintere Wand durch die gleichfalls stark in die Breite entwickelten Proc. postglenoideus und Proc. paroccipitalis gebildet wird. Diese Rinne ist

der Länge nach in zwei schmälere Rinnen geteilt durch eine Leiste des Squamosum. Die vordere Rinne liegt demnach ganz im Squamosum, die hintere wird teilweise durch das Squamosum, teilweise durch das Exoccipitale gebildet und die Naht zwischen beiden Knochen läuft ihrem Boden entlang. In dieser zweiten Rinne liegt, wie in der entsprechenden, aber viel kürzeren der *Odontoceti*, ein Fortsatz des Petrotympanicum, durch die vordere Rinne verläuft nach Beauregard der äußere Gehörgang.

Nach der Beschreibung von Eschricht und Reinhardt (1861) zu urteilen, scheint *Balaena* in allen Hauptpunkten mit *Balaenoptera* übereinzustimmen.

Das Petrotympanicum und die Paukenhöhle.

Die folgende Beschreibung gilt besonders für *Balaenoptera*; *Balaena* stimmt mit dieser in der Hauptsache überein, soweit sich aus der Literatur (Eschricht und Reinhardt, v. Beneden und Gervais u. a.) schließen läßt. Der unteren Wand der Bulla fehlt die Längsrinne der *Delphinidae*, ihre Gestalt stimmt aber übrigens im allgemeinen mit dieser Familie überein. Auch hier ist die Innenlippe dick, die Außenlippe dünn. Die Umgebung des äußeren Gehörganges, auch durch Beauregard (1894) beschrieben, zeigt einige Unterschiede: Proc. sigmoideus und conicus posterior sind nicht ausgehöhlt und die Knochenleiste des Proc. sigmoideus, welche bei den *Delphinidae* den äußeren Gehörgang von der Incisura tympanica trennt, fehlt, was zur Folge hat, daß beide Öffnungen zu einer vereinigt sind. Der Sulcus tympanicus ist zuweilen deutlich und hat dann dieselbe Lage wie bei den *Delphinidae*; in andern Fällen ist er nicht vorhanden; vielleicht hängt dies mit dem Alter zusammen.

Wie bei den *Physeteridae* wird das Petrotympanicum durch die umgebenden Knochen in seiner Lage gehalten. Dies geschieht mittels zweier Fortsätze, welche bei jungen Tieren noch fehlen und sich allmählich entwickeln (v. Beneden et Gervais, l. c., S. 72). Der vordere ist nach vorn und etwas nach innen gerichtet und ist nichts andres als eine Fortsetzung des dicken, massiven Tegmen tympani. Er wird wie bei den *Physeteriden* überdeckt und in seiner Lage gehalten durch den Proc. falciformis, im Verein mit dem Pterygoid.

Der andre Fortsatz ist der Proc. posterior. Er liegt in der schon beschriebenen Rinne zwischen Squamosum und Exoccipitale und ist dementsprechend sehr lang geworden und nach außen und hinten

gerichtet, so daß er einen Winkel bildet mit der Längsachse der Bulla. Sein Anfangsteil hilft den äußeren Gehörgang begrenzen. Über seine ganze Länge ist er äußerlich sichtbar. Eine Apertura posterior gibt es (bei *Balaenoptera*) nicht (Beauregard). Der beschriebene Fortsatz war schon bei *Plesiocetus* sehr stark entwickelt (v. Beneden et Gervais).

Auf der Abbildung, welche v. Beneden et Gervais (Taf. I, Fig. 10) von dem Petrotympanicum einer jungen *Balaena australis* geben, erinnert der Proc. posterior stark an den der *Delphinidae*; er entsteht wie hier durch die Verbindung einer Pars mastoidea mit einem Fortsatze des Tympanicum. Erst später wächst der Fortsatz, wie die genanten Autoren auch für *B. mysticetus* erwähnen, zu seiner definitiven Größe aus. Sie geben jedoch nicht an, inwiefern sich die beiden ursprünglichen Bestandteile daran beteiligen und bei erwachsenen Schädeln scheinen sie immer ankylosiert zu sein und ist keine Grenze mehr zu unterscheiden. Die Übereinstimmung mit den *Physeteriden* macht es jedoch sehr wahrscheinlich, daß es, wie auch Eschricht (1849, S. 46) annimmt, auch hier nur das Tympanicum ist, welches den Fortsatz bildet und daß also auch hier (was schon Hallmann vermutete) der für ihn gebräuchliche Name »Mastoid« unrichtig ist.

Tuba auditiva und Luftsäcke sind durch Beauregard (1894, S. 396) für *Balaenoptera rostrata* beschrieben. Das System der vorderen Höhlen besteht ausschließlich aus einem Sinus, welcher die Konkavität des Pterygoid einnimmt. Übrigens sind die Sinus, wenigstens was ihre Beziehung zu der Paukenhöhle betrifft, denen der *Delphinidae* gleich. Nur hat sich im Zusammenhang mit der beschriebenen weiten Kommunikation zwischen äußerer Gehöröffnung und Incisura tympanica auch die Wand des Sinus epitympanicus mit der Pars tensa des Trommelfells vereinigt: zusammen bilden sie das bekannte taschenförmige »Trommelfell« der *Mystacoceti*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis verläuft vom For. stylomastoideum aus lateralwärts in einer Rinne, welche den hinteren Rand des Proc. posterior mit dem Exoccipitale bildet (Beauregard, 1893). In derselben Rinne verläuft auch das craniale Ende des Hyoidbogens, wie aus Eschrichts Beschreibung (1849) von *Pterobalaena minor* (= *Balaenoptera rostrata*) hervorgeht. Bei einem jungen Fötus, sagt er, drängt sich das Ende des Stylohyale »als ein dünner Knorpelstrang tief zwischen das

Hinterhauptsbein und das Felsenbein hinein, ohne dass es leicht Jemandem gelingen wird, die Stelle genau anzugeben, wo es in der Tiefe festsitzt. Bei älteren Fötus und noch mehr bei älteren gebornen Individuen ist das verknöcherte Griffelzungenbein durch eine starke Bandmasse an den äusseren Zapfen des Hinterhauptsbeines befestigt. Wird aber diese Bandmasse genauer untersucht, so ergibt sich .... dass es nicht das eigentliche noch knorplige Ende des Griffelzungenbeines ist, was hier ansitzt, indem dies vielmehr, gerade wie bei dem zarteren Fötus, tief zwischen das Hinterhauptsbein und das Felsenbein eindringt, und zwar in eine Furche des letztgenannten Knochens, hinter und parallel mit dem äusseren Gehörgange verlaufend, um sich zuletzt an das Felsenbein zu befestigen. Dieser tiefversteckte Knorpelstrang, das wahre knorpelige äussere Ende des Griffelzungenbeins, ist allem Anscheine nach bereits öfters bei der Untersuchung der Gehörwerkzeuge der Bartenwale gelegentlich gesehen worden, ohne für das erkannt zu werden, was er eigentlich ist. In den ‚Lectures on comparative anatomy' von Ev. Home ist er auf der 101. Tafel abgebildet, in deren Erklärung jedoch nur angegeben wird, dass man seine äusseren Verbindungen nicht beobachtet habe. — Bei älteren Individuen nimmt jene äussere Bandmasse immer mehr an Stärke zu, während das tiefliegende Knorpelende immer mehr einschrumpft, um im erwachsenen Alter vielleicht spurlos zu verschwinden« (l. c., S. 127).

Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß der Zustand nur dadurch von den *Delphinidae* abweicht, daß durch die Verbreiterung des Proc. paroccipitalis die Anheftungsstelle des Stylohyale an das Exoccipitale lateralwärts verschoben ist.

Flower (1885) nennt auch ein Tympanohyale, als »a large conical bony mass, with a truncated base, with which the stylohyal is connected, and firmly ankylosed by its apex to the periotic«.

Zeuglodontidae, Squalodontidae.

Aus den in der Literatur verbreiteten Angaben geht hervor, daß die Bullae von *Zeuglodon* und *Squalodon* schon die Gestalt der typischen *Cetaceen*-Bullae besaßen. Die Umgebung scheint jedoch bei den *Zeuglodonten* viel normaler gebaut gewesen zu sein als bei den recenten *Cetaceen*, wie besonders ersichtlich ist aus den Abbildungen und der Beschreibung, welche Fraas (1904) von *Protocetus atavus* Fraas gibt. Der Zustand erinnert hier an *Carnivoren* (womit

Fraas ihn besonders vergleicht) und *Ungulaten*: ein Proc. basioccipitalis fehlt und die Bulla ist nicht in eine Mulde eingesunken, sondern ragt aus dem Schädel aus; ferner scheint ein Proc. mastoideus vorhanden zu sein, welcher an den von *Pinnipedia* denken läßt.

Zusammenfassung.

Wie Boenninghaus (1904) richtig bemerkt, besitzt das Tympanicum der Zahnwale (und dasselbe gilt für das der *Mystacoceti*) dieselben Bestandteile, wie das der andern Säugetiere: seine Gestalt, beim ersten Blick so abweichend, läßt sich leicht zurückführen auf die einer normalen Säugetierbulla. Die Teile des äußeren Gehörganges, die Fissura Glaseri, der Proc. tubarius können alle bei der normalen Bulla tympanica, wie sie z. B. bei den *Ungulaten* vorkommt, zurückgefunden werden. Selbst zeigt die Rinne in der unteren Wand des Tympanicum der meisten *Odontoceti* Ähnlichkeit mit der Vagina proc. hyoidei: sie ist jedoch nach Boenninghaus durch Bindegewebe aufgefüllt und nimmt also den Hyoidbogen nicht auf.

Die Abweichungen vom normalen Zustande sind als direkte oder indirekte Anpassungserscheinungen zu erklären. Zu den ersteren gehören wahrscheinlich die auch für die andern das Meer bewohnenden Säugetiere charakteristische Härte und Dicke des Knochens, wodurch neben anderm die eigentümliche Gestalt der inneren Lippe verursacht wird.

In die zweite Kategorie müssen die weiten Öffnungen in der Wand der Paukenhöhle gebracht werden, welche bestimmt sind um das Corpus cavernosum und die Luftsäcke durchzulassen. Infolgedessen ist die Fissura petrotympanica entstanden und ist auch das Orificium tubae erweitert. Dieses letztere verursacht die rinnenförmige Verlängerung nach vorn, wodurch die Bulla ihre längliche Gestalt erhält und wodurch der Porus acusticus in die hintere Hälfte der Seitenwand zu liegen kommt.

Am meisten abweichend verhält sich die hintere Wand des Gehörganges, welche zu einem dicken und massiven Fortsatze, dem Proc. posterior, umgebildet ist, der sich mit der Pars mastoidea zu einem Ganzen vereinigt. Der Zweck hiervon ist die Befestigung des Petrotympanicum am Schädel, welche übrigens im Interesse der Gehörfunktion (s. Boenninghaus) nur sehr lose ist oder auch gänzlich fehlt.

Dieser Fortsatz liefert bei den Familien der *Cetaceen* untereinander wichtige Unterschiede. Der durch das Mastoid gebildete Teil

bleibt immer klein und nicht an der Oberfläche des Schädels sichtbar (nur bei *Platanista* soll er nach Anderson besser entwickelt sein). Dagegen ist der Proc. posterior des Tympanicum in verschiedenem Maße entwickelt. Bei den *Delphinidae* ist er relativ klein, knopfförmig und liegt nur lose in einer Grube des Schädels. Bei den *Physeteriden* ist er viel größer, kolbenförmig und so fest mit Squamosum und Exoccipitale vereinigt, daß das Petrotympanicum hierdurch fest an dem Schädel befestigt wird. Dasselbe ist bei den *Balaenidae* der Fall mit diesem Unterschiede, daß der Fortsatz hier im Zusammenhange mit der übrigen Konfiguration des angrenzenden Schädelteils schmal und länglich geworden ist.

Die sonstigen Formunterschiede des Tympanicum können zur Unterscheidung von Genera und Arten dienen und sind mithin, besonders dadurch, daß der Knochen durch seine Härte leicht erhalten bleibt, für die Systematik von großer Wichtigkeit: »Le tympanal,« schreiben v. Beneden et Gervais, »est peut-être la pièce la plus importante pour la distinction du genre et des espèces«. Vergleichendmorphologisch haben diese Unterschiede jedoch geringeren Wert.

XIV. Prosimiae.

Lemuridae[1].

Tympanicum und Bulla ossea.

a) Lemur mongoz L. — Das Tympanicum (Fig. 84, 85) ist nichts mehr als ein sehr schmaler halber Ring, welcher ein wenig geneigt fast frei innerhalb der Bulla liegt. Diesen Zustand, welcher an die *Tupajidae* erinnert, haben schon Hagenbach, Cuvier und Hyrtl für *Lemur* erwähnt. Die Enden der beiden Schenkel des Annulus liegen der inneren Wand der Bulla an und zwar in deren am meisten nach außen gelegenen Teile; der vordere Schenkel bleibt dabei lose, der hintere ist jedoch mit dem Rande der Bulla und des Squamosum verwachsen. Der ganze untere Rand des Tympanicum ist im Gegensatze zu *Tupaja* von der Wand der Bulla getrennt durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum, welcher nach Cuvier (Anat. Comp. III, S. 531) bei den »makis« durch ein »bourrelet fibreux appartenant au méat auditif externe cartilagineux« aufgefüllt wird, also nicht anders als bei *Propithecus* und *Chiromys* (S. 657 und 662).

[1] Einschl. *Indrisinae.*

Die Bulla ist also fast ganz vom Tympanicum getrennt und wird gewiß nicht von ihm gebildet, wie z. B. noch Flower (1885) angibt. Genauer ist Köstlin, der von einer durch das Petrosum gebildeten Bulla redet. Die Entwicklung ist jedoch erst durch Winge (1895[b]) und F. Major (1899) beobachtet. Der erstere fand bei einem neugeborenen *Lemur collaris* den Teil der Paukenhöhlenwand, welcher zwischen dem schmalen, ringförmigen Annulus und dem Petrosum liegt, »verknöchert, getrennt von allen umgebenden Knochen außer der Pars mastoidea, von welcher er als ein Fortsatz auszugehen scheint; der äußere Rand dieses ‚Os bullae' schließt dicht um den Annulus und trägt dazu bei, um den äußeren knorpeligen und häutigen Gehörgang zu tragen« (l. c., S. 39).

Fig. 84.

Lemur, Frontalschnitt. *c.c.* Can. caroticus.

Fors. Major beschreibt mehrere Entwicklungsstadien. Wiewohl diese teilweise zu andern Genera und Familien gehören, werde ich im Interesse einer besseren Übersicht seine Ergebnisse hier in ihrer Gesamtheit zitieren, was keine Schwierigkeit liefert, da man bei der großen Übereinstimmung des erwachsenen Zustandes dieser verschiedenen Arten annehmen darf, daß sie auch in der Entwicklung nicht voneinander abweichen werden. Er schreibt: »In the youngest stage available to me for examination, the foetus of a Chiromys, there is no trace of an osseous bulla; the completely ossified annulus lies almost horizontally underneath the periotic. In a second stage (Lepidolemur) ossification begins to be developed from the lower sharp margin of the periotic, which adjoins the annulus. In a third stage (Lepidolemur) this outgrowth appears increased, and has a shell-like shape, with the concavity turned outward; the annulus is gradually being uplifted by it. In a fourth stage (Lemur rubriventer) the shell-like ossification is still more increased, and begins to cover the median part of the annulus; and this state of things is still more increased in the fifth (Lepidolemur) and sixth stage (Avahis laniger), with the result that first the median part, and eventually the remainder of the annulus becomes invisible when viewed from below, being shut by the periotic . . . Ontogeny thus teaches us that the annulus of the adult is not a secundarily detached part of the bulla.«

Die Ergebnisse von Winge und Major sind also nicht ganz miteinander in Übereinstimmung: während der erstere die Bulla bei dem neugeborenen Tiere nur mit dem Mastoid zusammenhängen läßt, entsteht sie nach dem letzteren direkt als ein Auswuchs des unteren Randes der Pars petrosa. Keiner von beiden hat die Bulla in einem gewissen Stadium ganz frei gesehen, wiewohl man wegen der weiteren Übereinstimmung mit *Tupaja* ein selbständiges Entotympanicum erwarten würde. Am meisten hiermit in Übereinstimmung ist die Beobachtung von Winge, der dann auch von einem »Os bullae« spricht. Beim erwachsenen Schädel ist jedenfalls weder zwischen Bulla und Pars petrosa, noch zwischen ihr und Mastoid eine Spur einer Naht zu beobachten.

Die Bulla (Fig. 85) erscheint äußerlich als eine ungefähr halbkugelige Blase, welche nach vorn in eine nicht aufgeblähte Spitze verlängert ist. Die hintere Wand geht allmählich über in das Mastoid und grenzt nach innen davon an das Exoccipitale, insofern es davon nicht durch das (in zwei oder drei kleine Öffnungen geteilte) For. lacerum post. getrennt ist. Nach innen legt sich die Bulla an das Basioccipitale und auch eben an das Basisphenoid; dies letztere mittels der obengenannten Spitze, welche sich nach vorn zwischen Basisphenoid und Alisphenoid hineinschiebt und dadurch das For. lacerum ant. bedeckt, außer einer äußerst kleinen, wahrscheinlich für den Nervus petrosus bestimmten Öffnung. Diese Spitze bildet den niedrigsten Teil der Bulla und ragt wenig oder nicht unter der Schädelbasis hervor. Nach außen von ihr liegt das Ostium tympanicum tubae, von unten her unsichtbar gemacht durch die unter ihm hervorragende Bulla, welche an dieser Stelle nach vorn in einen kurzen, stumpfen Proc. styliformis (»eustachian process« Mivart) ausläuft und dadurch eine kurze Tuba ossea bilden hilft. Mehr nach außen bildet die vordere Wand der Bulla mit dem hinteren Ende des Proc. pterygoideus alisphenoidei eine Brücke über dem Foramen ovale. Dann folgt schließlich die Außenwand der Bulla, welche dem mit dem Proc. pterygoideus verwachsenen, etwas erhöhten inneren, hinteren Rand der Fossa glenoidea anliegt (der eigentliche Proc. postglenoideus liegt mehr nach außen, vor dem großen For. postglenoideum); zwischen diesem Teile des Squamosum (dem Margo fissurae) und der Bulla liegt die kleine runde Fissura Glaseri.

Von dem höchsten Teile der Bulla, welcher ungefähr in der Mitte liegt, steigt ihre äußere Wand ziemlich stark nach oben, um

in einen sehr kurzen zylindrischen Teil überzugehen. Wahrscheinlich heftet sich die Membran, welche das Tympanicum mit der Bulla verbindet, an den inneren Rand dieses zylindrischen Teiles fest (wie bei *Propithecus*) und ist dieser also als ein sehr kurzer äußerer Gehörgang zu betrachten.

b) Die übrigen Lemuriden. — Das frei in der Bulla liegende Tympanicum, schon durch Cuvier (Anat. Comp. III, S. 530 außer für die »makis« auch für die »indris« erwähnt, kommt bei allen recenten *Lemuriden* vor (Winge, 1892, S. 43). Bei einem trockenen Schädel von *Propithecus diadema* Benn. finde ich die Membran, welche das Tympanicum mit der Bulla verbindet, noch vorhanden; sie liegt ungefähr horizontal und ist dadurch an den Rand der Bulla, gleich nach innen von dem (kaum angedeuteten) äußeren Gehörgang geheftet.

Auch in allen wesentlichen Eigenschaften der Bulla stimmen alle *Lemuriden* mit *Lemur mongoz* überein. Der Proc. styliformis ist zuweilen ziemlich lang; vermutlich dient er zur Anheftung des Musc. levator veli. Die äußere Wand der Bulla ist gewöhnlich mit dem inneren Rande des Proc. postglenoideus verwachsen. Die Verbindung des Proc. pterygoideus mit der Bulla vermisse ich nur bei *Avahis laniger* Gm.

Die größten Unterschiede zeigt die Bulla noch in dem größeren oder geringeren Grade der Aufblähung. Größer als bei *Lemur* ist sie bei *Microcebus furcifer* Blainv. und bei den *Indrisinae*; bei *Microcebus* ist sie außerdem mehr länglich (in der von vorn nach hinten verlaufenden Richtung länger als in der queren); »eine ihre hintern Enden verbindende Linie trifft den Vorderrand des Foramen magnum, oder überschreitet denselben nach hinten«, gibt F. Major (1894) als Kennzeichen der kleineren Arten von *Microcebus* an, als Unterschied mit *Chirogale*, wo die genannte Linie vor dem vorderen Rande des For. magnum läuft und die Bullae dann auch kurz sind, während *Opolemur* in diesen Merkmalen zwischen beiden steht.

Ein frei innerhalb der Bulla gelegener Annulus ist durch Major (1899 a, b) auch für die tertiären *Adapis* und *Nesopithecus* angezeigt.

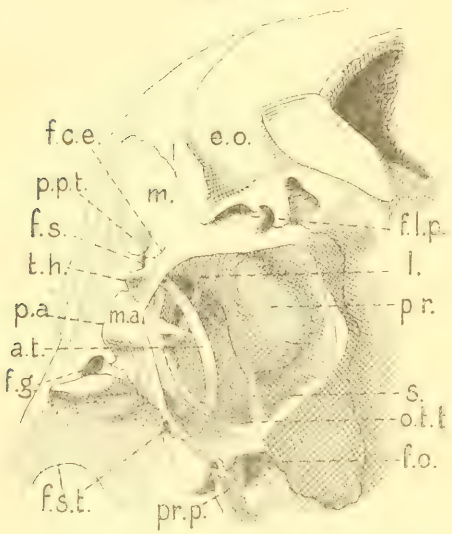
Abweichend aber war *Megaladapis edwardsi* G. Grand., indem das Tympanicum mit der Bulla verwachsen war; außerdem war hier ein langer knöcherner Gehörgang vorhanden (Lorenz von Liburnau, 1905). Man kann sich diesen Zustand einfach durch Verknöcherung des proximalen Teils der Gehörgangswand und demnach auch der den Annulus mit der Bulla verbindenden Membran aus dem von

Lemur entstanden denken. Ob diese Verknöcherung aber vom Tympanicum oder von der Bulla ausgeht oder auch eine selbständige ist analog den Gehörgangsknöchelchen der *Rodentia* u. a.) ist nicht zu ersehen.

Die Paukenhöhle.

a) Lemur mongoz L. — Die Bulla (Fig. 84, 85) ist eine hohle Blase, welche nicht nur die unteren und seitlichen Wände der Paukenhöhle bildet, sondern auch einen großen Teil der oberen Wand infolgedessen, daß sie sich durch Aushöhlung des Petrosum nach hinten, innen und vorn von dem Promontorium ausgedehnt hat. Das letztere liegt also nicht wie gewöhnlich in der inneren Wand der Paukenhöhle, sondern bildet ungefähr den Mittelpunkt ihres Daches. Eine Folge dieser Aushöhlung des Petrosum ist, daß die obere Wand der Bulla sich neben Basioccipitale und Basisphenoid an der Wand der Gehirnhöhle beteiligt (s. Fig. 85).

Fig. 85.



Lemur mongoz L., Ventralansicht, vergr. ± 2½. Die Unterwand der Bulla ist abgetrennt. *a.t.* Annulus tympanicus; *e.o.* Exoccipitale; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.g.* For. postglenoideum; *f.l.p.* For. lacerum post.; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *f.s.t.* Fissura Glaseri; *l.* Leiste, durch welche die Carotis verläuft; *m.* Mastoid; *m.a.* Meatus acust. ext.; *o.t.t.* Ost. tympanicum tubae; *p.a.* Porus acust. ext.; *p.p.t.* Proc. posttympanicus; *pr.* Promontorium; *pr.p.* Proc. pterygoideus des Alisphenoid; *s.* Septum; *t.h.* Tympanohyale.

Hinten hat die Bulla eine kleine Ausbauchung, welche sich jedoch nicht bis in das Mastoid erstreckt; dieses ist dann auch nicht aufgeblasen. Diese Ausbauchung liegt hinter dem Promontorium und ist von der eigentlichen Paukenhöhle durch eine lateral von ihr gelegene Leiste, welche das Promontorium mit der hinteren Wand der Bulla verbindet, getrennt. Vorn findet man eine tiefere Ausbauchung, in der sich längs dem Basisphenoid erstreckenden Verlängerung gelegen. Nach außen und unten von dieser Ausbauchung ist eine zweite, kürzere, in dem unter der Tubaöffnung hervorragenden Teile der Bulla gelegen.

Zwischen den beiden zuletzt genannten Ausbauchungen erhebt

sich von der oberen Wand der Höhle ein niedriges Knochenseptum, welches von dem lateralen Rand des Promontorium nach vorn läuft und hier die vordere Wand der Bulla erreicht (Hyrtl, 1845, erwähnt zwei solche Leisten); es hat große Übereinstimmung mit dem von *Tupaja*, wiewohl es kleiner ist und nicht mit dem Tympanicum in Berührung kommt, welches ganz nach außen von ihm liegt. Das Septum teilt zusammen mit dem Promonterium und der oben beschriebenen Leiste, welche das Promontorium mit der hinteren Wand der Bulla vereinigt, die obere Hälfte der Paukenhöhle unvollständig in einen größeren inneren und einen kleineren äußeren Teil.

Der letztere ist die eigentliche Paukenhöhle; in ihr liegen: Annulus tympanicus, Gehörknöchelchen, die beiden Fenestrae und das Ostium tymp. tubae, das letztere ganz vorn gleich neben dem Septum. Während die vordere und untere Wand dieses Teiles durch die Bulla gebildet werden, beteiligen sich an ihrer cranialen Begrenzung außer dem Tegmen tympani des Petrosum wahrscheinlich auch Alisphenoid und Squamosum (oder nur das erstere, vgl. *Lorisidae*, S. 668; da die Nähte in diesem Teile jedoch ganz verschwunden sind und ich keine jungen Tiere untersucht habe, kann ich es nicht mit Gewißheit entscheiden.

Außer dem Septum ist die Innenfläche der Bulla so gut wie glatt.

Der Rec. epitympanicus führt durch eine nach innen von Malleus und Incus gelegene Öffnung in eine tiefe Höhle, welche wahrscheinlich durch Mastoid und Squamosum begrenzt wird (Fig. 84).

b) Die übrigen Lemuriden. — Von diesen habe ich die Eigenschaften der Paukenhöhle nicht genauer untersucht, aber wahrscheinlich weichen sie in den Hauptsachen nicht von *Lemur mongoz* ab. Bergs Beschreibung 1903 der Paukenhöhle von *Lemur macaco* (nach einem Corrosionspräparat) stimmt ganz mit der meinigen überein; die Höhle der Bulla beschreibt er als nach vorn in zwei Spitzen endigend, welche durch einen tiefen Einschnitt getrennt sind; diese Spitzen entsprechen den beiden auch von mir beschriebenen Ausbauchungen, der Einschnitt wird durch das Septum verursacht; mit seinem Fortsatze von unregelmäßiger Gestalt, welcher aus der hinteren, oberen Ecke der Paukenhöhle ausgestülpt wird, meint er wahrscheinlich den Sinus epitympanicus.

Lepilemur (*mustelinus* Is. Geoffr. und *ruficaudatus* Grandid.) unterscheidet sich dadurch, daß das Mastoid aufgebläht ist (Mivart, 1867) und bei *Chirogale trichotis* Günther ist dieses noch in stärkerem Maße der Fall (Major, 1894). Sie stimmen hierin also mit den

Lorisidae überein und wahrscheinlich wird wie bei diesen die Aufblähung von dem Rec. epitympanicus aus pneumatisiert; die Paukenhöhle selbst ist jedoch ungeteilt. Eine derartige Aufblähung des Mastoid fehlt allen übrigen *Lemuridae*, aber bei *Avahis laniger* wird schon durch Cuvier (Anat. Comp. II, S. 318) und später durch Mivart (1866) eine Aufblähung des Squamosum, über der äußeren Gehöröffnung gelegen, genannt, welche der letztere mit Recht als der Mastoid-Aufblähung der *Lorisidae* entsprechend betrachtet; auch hier und bei *Lepilemur* beteiligt sich das hintere Ende des Squamosum an der Aufblähung. Dieselbe Aufblähung wie von *Avahis* kommt weniger entwickelt auch bei *Propithecus diadema* vor, während sie bei *Indris* fehlt (Mivart, 1867[b]). Bei den *Indrisinae* fängt also die Vergrößerung der epitympanalen Nebenhöhle an, welche sich dann bei *Lepilemur* und den *Lorisidae* bis in das ganze Mastoid erstreckt. Edwards et Grandidier 1875), welche die Höhle bei *Propithecus* als »cellules temporales« beschreiben (S. 219) und abbilden (Taf. 85), nennen auch das For. pneumaticum, womit sie hinter den Gehörknöchelchen mit der Paukenhöhle zusammenhängt. Eine derartige Höhle beschreibt Lorenz (1905) auch bei *Megaladapis*.

Arterienverlauf.

Verlauf und Verzweigung der Carotis sind für den Vergleich mit den andern Familien der *Prosimiae* von Wichtigkeit, weshalb ich sie hier besonders beschreiben werde. Sie zeigen die größte Übereinstimmung mit den *Insectivoren*. Die Arterien sind ganz oder teilweise in Knochenkanäle eingeschlossen. Winge (1895[b]) beschreibt sie bei *Lemur collaris* folgendermaßen: »Nachdem sie die Carotis externa abgegeben hat, biegt sich die Carotis hinten um die Bulla, und tritt in die Paukenhöhle ein durch ein Loch in deren hinteren Wand dicht nach innen vom For. stylomastoideum; in der Paukenhöhle läuft sie eine kleine Strecke nach vorn unter dem Promontorium und teilt sich dicht nach innen von der Fen. rotunda in zwei ziemlich dünne Zweige, einen inneren und einen äußeren. Der innere Zweig, hier A. promontorii genannt, verfolgt seinen Weg unter dem Promontorium im Dache der Paukenhöhle nach vorn bis zum Foramen lacerum anterius, wodurch er in die Gehirnhöhle einzutreten scheint, nach dem Circulus Wilisii. Der äußere Zweig, die A. stapedia, biegt sich nach außen um, geht durch den Stapes in den Canalis facialis, den er wieder vorn verläßt durch eine Öffnung oben im Petrosum, gewiß die Ausmündung eines Ca-

naliculus tympanicus, um in die Gehirnhöhle einzutreten, wo er sich als A. meningea media fortsetzt. Sowohl A. promontorii wie A. stapedia sind teilweise durch Knochenröhren eingeschlossen. Etwas, was der Carotis interna principalis bei Nycticebus entsprechen könnte, scheint nicht vorhanden zu sein; das Foramen lacerum anterius ist denn auch von unten fast ganz durch eine nach vorn vorragende Spitze der Bulla geschlossen« (l. c., S. 37).

Mit dieser Beschreibung stimmt fast ganz die von Tandler (1899) für *Lemur varius* überein; der einzige Unterschied ist, daß er die Fortsetzung der Art. stapedia innerhalb der Gehirnhöhle mit dem Ramus superior dieser Arterie homologisiert, während nach ihm die Art. meningea media als ein Nebenzweig hieraus entspringt. Die »Art. promontorii« von Winge betrachtet er als die eigentliche Carotis interna was auch dadurch bewiesen wird, daß sie bis in den Sinus cavernosus durch den Nervus caroticus begleitet wird; sie ist viel schwächer als die Art. stapedia.

Die Öffnung nach innen vom For. stylomastoideum, wodurch die Carotis in die Paukenhöhle eintritt, das For. caroticum post., liegt in der hinteren Wand der Bulla, aber nahe der Stelle, wo diese ohne deutliche Grenze in das Mastoid übergeht (Fig. 85); ich vermute deshalb, daß sie anfänglich auf der Grenze von Mastoid und Bulla liegt. Bei ihrem Verlauf innerhalb der Paukenhöhle geht die Carotis (bei *Lemur mongoz*) erst durch die schon beschriebene Leiste zwischen Promontorium und Hintenwand der Bulla, also innen und vorn längs der Fen. cochleae, und bleibt ferner ganz im äußeren der beiden Teile, worin die Paukenhöhle unvollständig geteilt ist.

Da auch bei den meisten übrigen *Lemuriden* das For. lacerum ant. bedeckt ist, hat die Carotis bei diesen wahrscheinlich denselben Verlauf. Was die *Indrisinae* betrifft, geht dieses auch aus der Beschreibung und den Abbildungen (Taf. 85 von Edwards et Grandidier hervor. Bei *Lepilemur* und den *Indrisinae* liegt auch das For. caroticum post. an derselben Stelle wie bei *Lemur*. Eine Ausnahme bilden aber *Chirogale milii* und *Microcebus furcifer*, wo nach Mivart (1867c) deutliche Foramina lacera ant. gefunden werden (bei den übrigen *Microcebus*-Arten sind sie mehr oder weniger vollständig durch die Bulla bedeckt). Für *Microcebus furcifer* kann ich dieses bestätigen: die Öffnung liegt vor der nach vorn verlängerten Spitze der Bulla und ist merkwürdigerweise ganz durch das Sphenoid eingeschlossen, wie bei den *Marsupialia*; ein For. caroticum post. ist ebenfalls vorhanden, aber ist sehr klein und stimmt

in der Lage mit dem von *Chiromys* überein, liegt mithin mehr nach innen als bei *Lemur*, in der Nähe des For. lacerum post., aber doch auch auf der mutmaßlichen Grenze von Bulla und Mastoid; der Verlauf der Arterien ist hier also wahrscheinlich wie bei den *Lorisidae* (Winge, 1895[b], S. 37, fand an dem Schädel von *M. furcifer* ziemlich deutliche Eindrücke von A. »promontorii« und stapedia).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *Lemur mongoz* finde ich den Facialiskanal, worin nach Winge außer dem Facialis auch die Art. stapedia verlaufen soll, ganz geschlossen. Er endet mit dem For. stylomastoideum, welches wie bei den andern Arten, welche ich untersucht habe, zwischen Bulla und Squamosum, hinter der äußeren Gehöröffnung und gleich vor und unter einem kleinen Proc. posttympanicus liegt.

Ein Tympanohyale ist nicht deutlich sichtbar; wahrscheinlich ist es wohl vorhanden, aber mit der Umgebung verwachsen. Seine Spitze müßte dann gesucht werden in einem Grübchen in der Bulla, unter dem For. stylomastoideum und vor dem For. caroticum post. (bei *Microcebus* an der entsprechenden Stelle), wo während des Lebens das Stylohyale artikuliert haben muß (s. Fig. 85).

Chiromyidae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Da *Chiromys madagascariensis* E. Geoffr. fast vollständig mit *Lemur* übereinstimmt, wird eine weniger ausführliche Beschreibung genügen.

Daß das Tympanicum nicht, wie Owen (1866[b]) sagt, zusammen mit dem Petrosum die Bulla bildet, sondern wie ein dünner Ring großenteils frei in der Bulla liegt, wird auch durch Winge (1892) und später durch Zuckerkandl (1899) mitgeteilt. Es ist auch hier nur durch seinen hinteren Schenkel mit Bulla und Squamosum verwachsen und sein unterer Rand ist im Schädel durch einen Zwischenraum von der Bulla getrennt, aber im Leben mittels einer Membran (welche ich bei einem unvollständig macerierten Schädel noch intakt fand) mit ihrem Rande verbunden. Eine Eigentümlichkeit des Tympanicum ist ein stiletförmiger Fortsatz, welcher von dem vorderen Teile seines unteren Randes ausgeht und nach vorn längs der Seitenwand der Bulla bis in das Ostium tymp. tubae reicht; die morphologische Bedeutung dieses Fortsatzes ist mir nicht bekannt.

Die Entwicklung der Bulla ist nicht bekannt; auf dem durch F. Major (1899) beschriebenen Stadium (s. S. 655) war sie noch

nicht angelegt. Es ist jedoch höchst wahrscheinlich, daß keine Abweichung von den *Lemuriden* besteht, mit welchen die erwachsene Bulla fast vollkommen übereinstimmt. Hierfür brauche ich also nur nach der Beschreibung von *Lemur mongoz* zu verweisen und nur einzelne Punkte zu nennen, worin *Chiromys* von dieser Art abweicht.

Der aufgeblähte Teil der Bulla ist länglich und hat dadurch mehr Ähnlichkeit mit *Microcebus* als mit *Lemur*. Die nach vorn gerichtete Spitze ist wenig entwickelt, was dadurch verursacht zu werden scheint, daß sie teilweise aufgebläht ist und dadurch an der Vergrößerung des aufgeblasenen Teils beigetragen und dessen längliche Gestalt verursacht hat. Der Proc. styliformis ist in verschiedenem Maße entwickelt. Der Proc. pterygoideus alisphenoidei ist wie bei *Lemur* verwachsen mit dem Margo fissurae des Squamosum. Ein Proc. postglenoideus fehlt. Von einem knöchernen äußeren Gehörgange kann gar nicht gesprochen werden.

Die Paukenhöhle.

Auch für die Paukenhöhle mit ihren Nebenhöhlen gilt die Beschreibung von *Lemur mongoz* fast buchstäblich. Durch die geringere Entwicklung der vorderen Verlängerung der Bulla ist auch die Ausbauchung der Paukenhöhle, welche jener Verlängerung entspricht, weniger ausgesprochen. Das Septum, welches die Höhle unvollständig in zwei Abschnitte teilen hilft, ist vielleicht etwas niedriger und der äußere der beiden Teile der Paukenhöhle relativ kleiner als bei *Lemur*. Die epitympanale Nebenhöhle (auch durch Zuckerkandl, 1899, beschrieben) enthält ein Paar vertikaler Septen.

Arterienverlauf.

Auch hierin besteht große Übereinstimmung mit den *Lemuriden*. Das For. caroticum post. liegt mehr nach innen als bei *Lemur*, nach Zuckerkandl (l. c.) höchstwahrscheinlich in der Bulla; mir kommt es wahrscheinlicher vor, daß es auch hier wieder auf der Grenze von Bulla und Mastoid liegt. Innerhalb der Paukenhöhle setzt sich die Carotis dann, nach Zuckerkandls Beschreibung, fort als ein feiner Zweig, welcher, begleitet vom Nervus caroticus, über das Promontorium nach vorn verläuft, während der Hauptstamm als Art. stapedia durch die Öffnung des Stapes geht, welche er ganz ausfüllt, alsdann sich nach vorn umbiegt, den übrigen Teil der Paukenhöhle durchläuft und diese durch eine in der oberen, medialen

Ecke gelegene Öffnung verläßt. Innerhalb der Gehirnhöhle gibt sie direkt die Art. meningea media ab.

Vom Stapes ab läuft die Art. stapedia durch einen Knochenkanal; der Facialis scheint nicht durch diesen Kanal zu ziehen, wenigstens ZUCKERKANDL sagt, daß er »sich an der caudalen Seite des Nervus facialis befindet«. Auch für den Anfangsteil der Carotis innerhalb der Paukenhöhle, vor der Verzweigung, finde ich eine dem Promontorium anliegende Knochenröhre. Die Öffnung, wodurch nach ZUCKERKANDLS Beschreibung die Carotis selbst die Paukenhöhle verlassen muß, nämlich der Rest des vollständig bedeckten For. lacerum ant., ist sehr eng und schlitzförmig und liegt oben in dieser Höhle über dem Ostium tymp. tubae und lateral vom Septum (die Carotis bleibt also auch hier ganz im äußeren Teile der Paukenhöhle) und tritt in der Gehirnhöhle zwischen Bulla und Alisphenoid, gleich über dem For. ovale, zutage.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das For. stylomastoideum liegt hinter der äußeren Gehöröffnung und gleich vor einer schwachen Erhabenheit, welche wahrscheinlich dem Proc. posttympanicus von *Lemur* homolog ist.

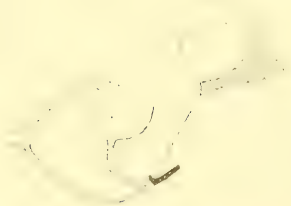
Das Tympanohyale fehlt oder ist unkennbar mit der Umgebung verwachsen. Das Grübchen für die Verbindung mit dem vorderen Zungenbeinhorne liegt in der Bulla etwas vor und unter dem For. stylomastoideum und ist sehr deutlich.

Lorisidae[1].

Tympanicum und Bulla ossea.

a) Perodicticus potto Bosman. — Das Tympanicum (Fig. 86, 87), welches in Abweichung von den beiden vorigen Familien im erwachsenen Schädel mit der Bulla ein Ganzes bildet, ist bei jungen Tieren davon getrennt. FORSYTH MAJOR (1899) beschreibt die Entwicklung der Bulla bei *Lorisidae* folgendermaßen: »In the Oriental and Ethiopian Lemurs both the annulus and an outgrowth from the petrosum enter into the composition of the bulla. In a young Nycticebus it

Fig. 86.



Perodicticus, Frontalschnitt.

[1] Einschl. *Galaginae*.

is to be seen that the median part of the bulla is, as in Malagasy Lemurs, formed from an appendage of the periotic, which becomes co-ossified with the annulus .... The annulus, in its turn, no longer plays the passive part that it does in Malagasy Lemurs, but grows out laterally, so as to form the lateral part of the tympanic cavity, which, however, never reaches the dimensions it has in Malagasy Lemurs. In the skull of a half-grown Galago, it may be seen that the composition of the bulla is essentially the same as in Nycticebus.«

Diese Zusammensetzung der Bulla aus zwei Teilen scheint schon KÖSTLIN beobachtet zu haben (»dabei erscheint das Felsenbein

Fig. 87.

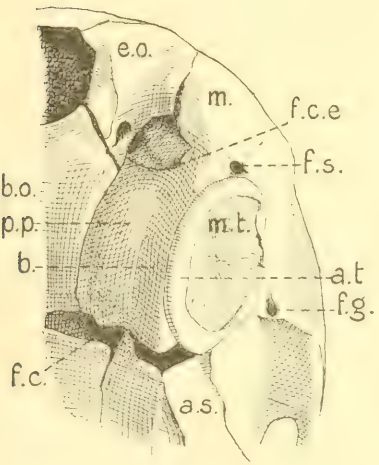


Fig. 88.

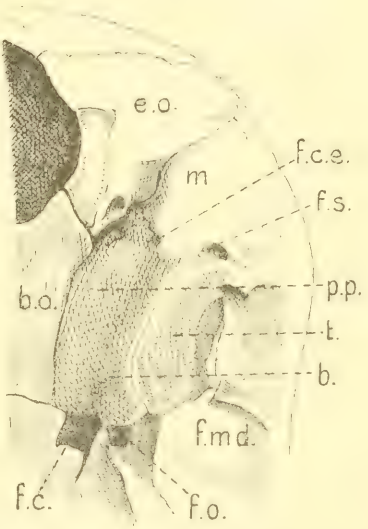


Fig. 87. *Peradicticus potto* Bosm., juv., Ventralansicht, vergr. ± 3½. *a.s.* Alisphenoid; *a.t.* Annulus tympanicus; *b.* Bulla (Knochenlamelle des Petrosum); *b.o.* Basioccipitale; *e.o.* Exoccipitale; *f.c.* For. caroticum; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.g.* For. postglenoideum, *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *m.t.* Trommelfell; *p.p.* Pars petrosa.

Fig. 88. *Nycticebus tardigradus* L., juv., Ventralansicht, vergr. ± 3½. *b.* Bulla (Knochenlamelle des Petrosum); *b.o.* Basioccipitale; *e.o.* Exoccipitale; *f.c.* For. caroticum; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.md.* Fossa glenoidea; *f.o.* For. ovale; *f.s.* For. stylomastoideum; *m.* Mastoid; *p.p.* Pars petrosa; *t.* Tympanicum.

immer [bei den *Prosimiae*] blasig aufgetrieben ...., der Trommelknochen liegt fest der äußeren Fläche der Blase an«); seine Beschreibung der Bulla der *Prosimiae* ist jedoch sehr undeutlich, so daß sich nicht genau entscheiden läßt, was er meint.

F. MAJORS Beschreibung kann ich bestätigen, mit diesem Vorbehalt, daß das Tympanicum nicht einen Teil der Paukenhöhle, sondern nur den äußeren Gehörgang bildet. Bei einem acht Tage

alten *Perodicticus potto* (Fig. 87) finde ich die Bulla nur noch als eine schmale Knochenlamelle zwischen dem Petrosum und dem noch schmal hufeisenförmigen Tympanicum. Sie ist im Zusammenhange mit den ersteren, aber frei von dem Annulus; sie ist nach außen etwas konkav und erhebt sich von dem zwischen ihr und Annulus tympanicus gelegenen Ostium tymp. tubae ab bis zum Mastoid von der unteren Fläche des Promontorium. Der Annulus liegt ihr an, also gerade so, wie es nach F. Majors Beschreibung bei jungen *Lemuriden* der Fall sein muß. Das Tympanicum wird nun jedoch nicht überwachsen: bei einem etwas älteren *Nycticebus tardigradus* L. (Fig. 88) ist der Zustand in der Hauptsache noch derselbe: Bulla und Tympanicum sind noch getrennt, aber das letztere hat durch Verknöcherung der Wand des Rec. meatus einen äußeren Gehörgang gebildet, nach innen zu hat es sich nicht verbreitert.

Im erwachsenen Zustande (Fig. 89) zeigt die Bulla äußerlich eine in der Hauptsache mit *Lemur* übereinstimmende Gestalt, doch ragt sie weniger hervor. Eine Naht zwischen ihr und dem Petrosum besteht nicht; auch in das Mastoid geht sie ohne Grenze über. Von dem Exoccipitale ist sie großenteils durch das (doppelte) For. lacerum post. getrennt. Ihr innerer Rand schließt an das Basioccipitale an. Nach vorn und innen senkt sie sich stetig bis zu einer Spitze herab, die zu vergleichen ist mit der nach vorn gerichteten Verlängerung der *Lemuriden*-Bulla, aber weniger entwickelt. Wie diese liegt sie wahrscheinlich neben dem Basisphenoid. Das For. lacerum ant. (caroticum) wird jedoch nicht von ihr bedeckt, sondern liegt in der Gestalt einer ovalen Öffnung lateral davon. Mehr nach außen liegt die Öffnung für die Tuba auditiva, auch hier von unten unsichtbar durch die vorragende Bulla (welche eine kurze Tuba ossea bilden hilft) und einen schwachen, abgestumpften Fortsatz dieser. Gleich vor dieser Öffnung liegt, umgeben durch das Alisphenoid, das For. ovale; dieses wird nicht überbrückt, indem der Proc. pterygoideus den Margo fissurae nicht erreicht. Zwischen diesem letzten und der Wand der Bulla liegt eine kleine Öffnung, die Fissura Glaseri. Proc. postglenoideus und For. postglenoideum liegen außerhalb des Bereiches der Bulla. Ein zylindrischer Gehörgang fehlt bei meinem Exemplar (dem Schädel eines unzweifelhaft alten Tieres); die Gehöröffnung wird demnach durch den Rand der Bulla zusammen mit dem Margo tympanicus des Squamosum eingeschlossen. Da jedoch der Rand dieser Öffnung, für soweit durch die Bulla gebildet, unregelmäßig gezahnt ist und bei *Nycticebus* und *Loris* ein

deutlicher zylindrischer Gehörgang angetroffen wird (s. unten) ist es wohl möglich, daß dieser im späteren Alter auch bei *Perodicticus* entsteht.

b) Die übrigen Lorisidae. — Ein freies Tympanicum kommt bei keinem der *Lorisidae* vor und auch die Entwicklung der Bulla ist bei allen dieselbe, wie aus der oben zitierten Beschreibung von Fors. Major hervorgeht.

Was den erwachsenen Zustand betrifft, kann ich nur die folgenden Abweichungen von *Perodicticus* konstatieren.

Galago crassicaudatus E. Geoffr. zeigt insofern eine Annäherung an die *Lemuridae*, daß die Bulla etwas stärker hervorragt als bei den andern *Lorisidae* und ferner dadurch, daß der Proc. pterygoideus, jedoch durch eine sehr schmale Brücke, mit dem inneren Rande der Fossa glenoidea vereinigt ist. Der Rand der Gehöröffnung ist nicht gezahnt und verlängert sich wahrscheinlich nie zu einem zylindrischen Gehörgang.

Bei *Nycticebus tardigradus* L. und *Loris gracilis* E. Geoffr. ist dieses wohl der Fall. Der Gehörgang ist nicht lang und schiebt sich zwischen Proc. postglenoideus und posttympanicus ein; er ist mit diesen beiden Fortsätzen ganz verwachsen; nur bleibt zwischen ihm und Proc. postglenoideus ein enger Kanal offen, welcher Zugang gibt zu dem Meatus temporalis. Nach oben wird er wahrscheinlich nur durch das Gehörgangsfeld des Squamosum geschlossen.

Es ist mir ein Rätsel, wie Hyrtl (1845) zu seiner Behauptung gekommen ist, daß bei *Nycticebus tardigradus* und *Loris gracilis* die beiden Bullae sich in der Mittellinie der Schädelbasis berühren; die Entfernung zwischen beiden, besonders die zwischen ihren Vorderspitzen, ist zwar etwas kleiner als bei *Lemur*, aber von einer Berührung ist nicht die Rede.

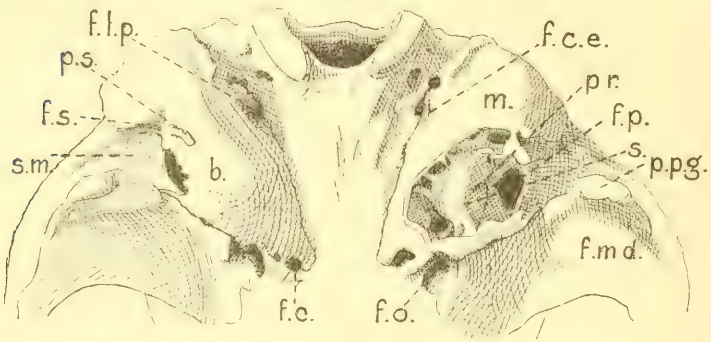
Die Paukenhöhle.

a) Perodicticus potto Bosman. — Die Paukenhöhle sieht innerlich ganz anders aus als bei den *Lemuridae*: sie ist vollständig durch ein vertikales Septum geteilt (Fig. 89). Dies kann man sich durch Vergrößerung der bei *Lemur* nur in dem vorderen Teil der Paukenhöhle vorhandenen Zwischenwand entstanden denken. Es fängt nämlich wie diese an der vorderen Wand der Bulla an, unmittelbar medial vom Ostium tymp. tubae; von da ab setzt sich ihr oberer Rand nach hinten längs der Unterfläche des Promontorium fort, ihr unterer Rand längs der vorderen und unteren Wand der

Bulla, womit er gerade längs dem Sulcus tympanicus vereinigt ist (Fig. 86); dabei ist das Septum nach außen ein wenig konkav und nicht vollkommen vertikal, sondern geneigt und zwar so, daß sein unterer Rand etwas weiter nach außen liegt als sein oberer Rand. Hinter der Fen. cochleae biegt es sich nach außen um und schließt auf diese Weise die (eigentliche) Paukenhöhle nach hinten ab.

Von den zwei Abteilungen, worin das Septum die Höhle der Bulla teilt, ist die äußere die eigentliche Paukenhöhle und enthält die Gehörknöchelchen usw. Vorn in dieser Höhle liegt das

Fig. 89.



Perodicticus potto Bosm., Ventralansicht, vergr. fast 2. Die Unterwand der rechten Bulla ist weggenommen. *b.* Bulla; *f.c.* For. caroticum; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.l.p.* For. lacerum post.; *f.p.* For. pneumaticum, welches in den Sinus epitympanicus führt; *f.md* Fossa glenoidea; *f.s.* For. stylomastoideum; *f.o.* For. ovale; *m.* Mastoid; *p.p.g.* Proc. postglenoideus; *pr.* Promontorium; *p.s.* Proc. styloideus; *s.* Septum der Paukenhöhle; *s.m.* Superficies meatus.

Ostium tymp. tubae. Bei einem jungen Schädel (wo die Paukenhöhle noch ungeteilt ist) wird diese Öffnung (in Fig. 87 nicht angegeben) umgeben durch Petrosum, Bullalamelle, Tympanicum und dorsalwärts durch das Alisphenoid, welches in dieser Weise eine Strecke in die Paukenhöhle vorragt; lateral vom Alisphenoid ist auch der Innenrand des Squamosum in der Paukenhöhle sichtbar. Alisphenoid und Squamosum bilden also zusammen das Dach der Paukenhöhle vor dem durch das Petrosum gebildeten Tegmen tympani. Zwischen diesem letzteren und dem Alisphenoid bleibt in dem Schädel eine große, in die Gehirnhöhle führende Öffnung offen. Bei dem erwachsenen Schädel bleiben die beiden Knochen (wenigstens das Alisphenoid) wahrscheinlich an der Wand der Paukenhöhle beteiligt, aber sind unkenntlich mit dem Petrosum verwachsen.

Die innere Abteilung der Paukenhöhle hat ungefähr dieselbe Gestalt wie der entsprechende Teil bei *Lemur*. Wiewohl die Bulla

weniger hervorragt, als bei diesem Genus, ist ihre Höhle nicht weniger tief, dadurch, daß sie nach innen und hinten vom Promontorium noch tiefer in das Petrosum ausgehöhlt ist. Besonders der vordere Teil der Pars petrosa ist dadurch zu einer dünnwandigen Blase geworden. Auf diese Weise beteiligt sich auch hier die Bulla an der Begrenzung der Schädelhöhle.

Ein Unterschied mit *Lemur* ist, daß der innere Teil der Paukenhöhle in seiner hinteren, schmäleren Hälfte durch eine Anzahl großenteils radiär vom Promontorium und vom Septum ausstrahlende Knochenbälkchen und Leisten durchzogen ist.

Die beiden Ausbauchungen der Paukenhöhle nach vorn sind weniger deutlich als bei *Lemur* und liegen beide in dem inneren Teile, wie auch die Ausbauchung nach hinten. Diese ist im Gegensatz zu den beiden andern stark entwickelt und setzt sich fort in eine Höhle in der Diploë der Pars mastoidea und dem Squamosum, welche Ursache ist der äußerlich sichtbaren, starken Aufblähung des Mastoid und des hinteren Endes des Squamosum. Inwiefern diese beiden Knochen zu der Begrenzung der Höhle beitragen, ist durch ihre sehr frühzeitige Verwachsung nicht genau zu beobachten; es scheint jedoch, daß das Squamosum nur eine untergeordnete Rolle dabei spielt (Fig. 86).

Die Nebenhöhle besitzt nur eine einzige, ungefähr horizontale Zwischenwand, welche sie jedoch nicht vollständig teilt, und kommuniziert mehr nach vorn durch eine zweite Öffnung mit der Paukenhöhle, aber nun mit dem Rec. epitympanicus. Diese Öffnung liegt an derselben Stelle wie die entsprechende bei *Lemur*, nach innen von Incus und Malleus. Auf diese Weise ist also mittels der Mastoidhöhle die einzige Kommunikation zwischen den beiden Teilen der Paukenhöhle zustande gebracht.

Durch alle diese Höhlen wird das Labyrinth fast ganz umgeben oder, wie Hyrtl es bei der Beschreibung von *Nycticebus* und *Loris* ausdrückt: »Die Felsenbein- und Zitzenzellen sind so geräumig, dass alle Bestandtheile des Labyrinthes frei in sie vorspringen.«

Bei jungen Schädeln (*Perodicticus*, *Nycticebus*) ist die Paukenhöhle einfach; die Höhle im Mastoid ist wohl vorhanden, aber kommuniziert nur durch den Rec. epitympanicus mit der Paukenhöhle. Ein zweiter Unterschied mit dem erwachsenen Zustande ist, daß zwischen der Knochenlamelle, welche die Bulla bildet, und dem Basioccipitale ein beträchtlicher Teil des Promontorium unbedeckt bleibt, so daß diese Lamelle in der Lage ungefähr übereinstimmt mit dem späteren

Septum und nicht mit der inneren Wand der Bulla. Der definitive Zustand wird nun erreicht durch Aushöhlung dieser Lamelle und der Pars petrosa, anfänglich ganz wie bei den *Lemuriden*. Bei dem in Fig. 88 abgebildeten jungen *Nycticebus* ist hiermit ein Anfang gemacht: der vordere Rand der Bullalamelle ist lateralwärts umgebogen, so daß die Paukenhöhle eine kleine Ausbauchung nach vorn hat, welche lateralwärts vom Ostium tymp. tubae durch eine Zwischenwand getrennt ist, welche an das Septum im vorderen Teil der Paukenhöhle von *Lemur* denken läßt. Die weitere Entwicklung weicht nun von den *Lemuriden* ab. Bei einem etwas älteren *Galago galago* Schreb. ist die beim *Nycticebus* vorhandene Aushöhlung wenig vorgeschritten; dagegen hat sich die Höhle im Mastoid nach vorn fortgesetzt in den hinteren Teil der Bullalamelle, welche hier aufgeschwollen und hohl geworden ist. Es ist nun deutlich, wie hieraus der definitive Zustand entsteht; diese Höhle in der Bullawand braucht sich nur weiter nach vorn fortzusetzen und sich auch in der Pars petrosa auszubreiten; auf diese Weise läßt sie dann die Wand der Bulla in zwei Lamellen auseinanderweichen, wovon die eine zur definitiven Bullawand, die andre zum Septum wird.

b) Die übrigen Lorisidae. — Alle *Lorisidae* (*Perodicticus*, *Nycticebus*, *Loris*, *Galago*) haben ein aufgeblähtes Mastoid (Mivart, 1864).

Bei *Nycticebus tardigradus* und *Loris gracilis* schließt es nach Hyrtls Beschreibung (1845) wie bei *Perodicticus* nur eine große Höhle ein, »die die Pauckenhöhle an Umfang um mehr als das Doppelte übertrifft. Sie hat mit der Pauckenhöhle eine direkte Verbindung mittelst einer Öffnung, die unter dem Wulst des Canalis semicircularis externus sich befindet, und eine indirekte durch die kleine Nebenhöhle der oberen Wand«. Es ist nicht klar, ob hiermit dieselben Öffnungen gemeint werden, welche ich für *Perodicticus* beschrieben habe (Hyrtl nennt weder die innere Abteilung der Paukenhöhle noch die Zwischenwand). Bei einem von mir untersuchten Schädel von *Nycticebus tardigradus* scheint die Kommunikation der Höhle im Mastoid mit dem inneren Abschnitt der Paukenhöhle gänzlich zu fehlen, und dieser letztere also ganz abgeschlossen zu sein; jedoch bin ich dessen nicht vollkommen sicher, da der Sägeschnitt gerade die Stelle getroffen hat, wo die Verbindung ungefähr gewesen sein müßte; wenn sie besteht, ist sie jedenfalls viel enger als bei *Perodicticus*. Auch bei *Galago crassicaudatus* scheint diese Kommunikation zu fehlen (die Verbindung der Mastoidhöhle mit der Paukenhöhle mittels des Rec. epitympanicus ist jedoch, abweichend

von der Angabe von Peters, 1852, sicher vorhanden); ferner weicht diese Art in einzelnen untergeordneten Punkten von *Perodicticus* ab: der innere Teil der Paukenhöhle ist weniger tief ausgehöhlt, die Höhle im Mastoid von einer Anzahl erhabener Leisten versehen. Bei *Otolicnus senegalensis* (= *Galago galago* Schreb.) sollte nach Hyrtl die Höhle im Mastoid fehlen.

Arterienverlauf.

Mivart (1864) gibt als Kennzeichen der *Lorisinae* und der *Galaginae* (wozu außer den *Lorisidae* auch *Chirogaleus* und *Microcebus* gerechnet wurden) an, daß sie eine Öffnung für die Carotis int. haben, welche in der Schädelbasis deutlich sichtbar ist und an der Stelle liegt, wo Basi- und Alisphenoid mit dem vorderen Ende des Perioticum zusammenkommen. Diese Öffnung, das For. caroticum (lacerum ant.), liegt bei den *Lorisidae* nicht in dem Sphenoid, wie bei *Microcebus furcifer*, und auch nicht vollkommen an der Spitze der Bulla, sondern lateral von dieser.

Nach den übereinstimmenden Angaben von Winge (1895[b], S. 37: für *Nycticebus tardigradus*) und Tandler (für *Loris gracilis* und *Galago crassicaudatus*) geht die Carotis int. nicht durch die Paukenhöhle, sondern läuft ganz frei davon nach dem For. lacerum ant., um hierdurch in die Schädelhöhle einzutreten. Tandler nennt keine Verzweigungen der Carotis innerhalb der Paukenhöhle und sagt selbst ausdrücklich, daß die Art. stapedia fehlt; er homologisiert dann auch die Carotis int. direkt mit der der *Lemuriden*. In diesem Falle ist man genötigt, eine Verschiebung der Carotis anzunehmen, zwischen Petrosum und Bulla, und zwar, da man annehmen darf, daß die *Lemuridae* bei ihrer Übereinstimmung mit den *Tupajidae* den mehr ursprünglichen Zustand vertreten, wahrscheinlich von der Paukenhöhle aus nach außen und nicht umgekehrt. Nun beschreibt jedoch Winge einen dünnen Zweig der Carotis, welcher hinten längs der Bulla läuft, in die Paukenhöhle durch ein kleines Loch in ihrer hinteren Wand etwas nach außen vom For. jugulare eintritt, dann ferner in einem Knochenkanal eingeschlossen längs dem Promontorium nach außen und hinten von der Fen. rotunda verläuft, aber nicht weiter verfolgt werden konnte. Eine ähnliche Öffnung und Kanal finde ich auch bei *Perodicticus*. Die erstere ist in Lage und Größe mit der analogen bei *Microcebus* (S. 662 zu vergleichen; der Kanal läuft bei *Perodicticus* durch eine der Leisten, welche sich hinten von der oberen Wand des inneren Teiles der Paukenhöhle erheben, durch-

bohrt dann das hintere Ende des Promontorium auf der Grenze der Zwischenwand und endet mit einer Öffnung gleich hinter der Fen. cochleae; weiter kann ich ihn weder als Röhre noch als Rinne verfolgen. Bei *Nycticebus* und *Galago* ist der Zustand ungefähr derselbe. Die Arterie verläuft also dorsal von der Kommunikation zwischen Mastoidhöhle und innerer Abteilung der Paukenhöhle. Schon bei jungen Tieren ist die Öffnung vorhanden (Fig. 87 und 88) und liegt hinten an der Bulla zwischen dieser und dem Petrosum selbst. Zu urteilen nach dem geringen Durchmesser der Öffnung und des Kanals muß die Arterie, welche durch dieselben geht, sehr dünn sein, vielleicht obliteriert, so daß TANDLER sie sehr gut übersehen haben kann. Da WINGE sie nicht vorbei der Fen. cochleae hat verfolgen können, läßt sich nicht entscheiden, ob sie, wie er meint, der »Art. promontorii« und Art. stapedia von *Lemur* entspricht oder der Art. stapedia allein, was besser mit TANDLERS Auffassung übereinstimmen würde. Jedenfalls ist ein Unterschied im Verlauf der Arterie in bezug auf die Fen. cochleae vorhanden: bei den *Lemuriden* verläuft sie vor, bei den *Nycticebidae* hinter ihr. Als Argument für WINGES Voraussetzung kann vielleicht gelten, daß wenigstens bei *Perodicticus* und *Nycticebus* vorn oben in der Paukenhöhle neben dem Promontorium eine kleine Öffnung vorhanden ist, welche Zutritt zur Gehirnhöhle gibt und übereinstimmt mit der Öffnung, wodurch die Carotis bei *Lemur* und *Chiromys* die Paukenhöhle verläßt (es ist wahrscheinlich ein Rest der großen Öffnung, welche, wie oben beschrieben ist, bei dem jungen Tier zwischen Alisphenoid und Tegmen tympani offen bleibt). In diesem Falle würden also die Carotis int. der *Lemuridae* und der *Lorisidae* nicht homolog sein. Augenblicklich ist jedoch eine Entscheidung nicht mit Sicherheit möglich.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Can. facialis ist (bei *Galago*, *Perodicticus*, *Nycticebus*) bis über der Fen. vestibuli geschlossen und läuft weiter als offene Rinne nach dem For. stylomastoideum, welches an derselben Stelle wie bei den *Lemuriden* liegt. Solange Tympanicum und Bulla noch nicht miteinander verwachsen sind, liegt das Foramen auf der Grenze von beiden und des Mastoid. Wo ein zylindrischer Gehörgang gefunden wird, liegt es natürlich nicht gleich hinter der Gehöröffnung, sondern etwas mehr nach innen. Ein schwacher Proc. posttympanicus scheint auch hier vorhanden zu sein (das Squamosum ist schon im sehr jungen Alter mit dem Mastoid verwachsen); bei *Perodicticus*, *Nycti-*

cebus und *Loris* ist er in die Breite entwickelt, im Zusammenhange mit dem bei diesen Genera breiten Gehörgangsfeld.

Bei jungen Tieren verläßt der Reichertsche Knorpel die Paukenhöhle zusammen mit dem Facialis zwischen Tympanicum und Bulla. Bei den erwachsenen Schädeln findet man wie bei den *Lemuriden* unter dem For. stylomastoideum ein Grübchen für das Stylohyale. Bei einem von mir untersuchten Schädel von *Perodicticus* ragt von diesem Grübchen ein kleines, plattes, gebogenes Knochenstäbchen hervor (Fig. 89), das mir ein mit dem Schädel verwachsenes rudimentäres Stylohyale zu sein scheint, so daß man hier schon eine Annäherung an den Proc. styloideus des Menschen finden würde. Es ist nicht wahrscheinlich, daß es ein Tympanohyale ist, da dieses gewöhnlich nicht aus dem For. stylomastoideum hervorragt und auch weil es dann wenig mit den übrigen *Lorisidae* übereinstimmen würde, wo das Tympanohyale mutmaßlich wohl besteht, aber wie bei den *Lemuridae* mit der Umgebung verwachsen ist.

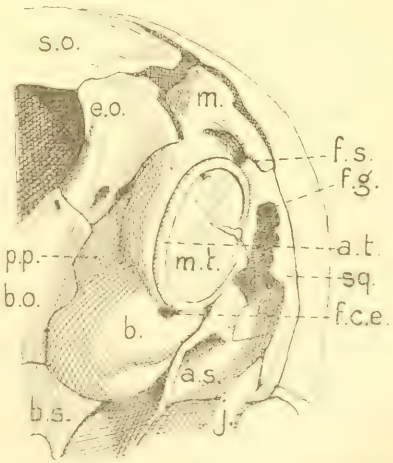
Tarsiidae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Tarsius tarsius Erxl. — Das Tympanicum hat bei jungen Tieren (Fig. 90) die Gestalt eines dünnen Ringes, welcher, wie bei den übrigen *Prosimiae*, dem Außenrand der Bulla anliegt. Der Ring ist so gut wie vollständig, indem die Enden der beiden Schenkel einander fast berühren. Später verwächst er mit der Bulla.

Auch Major (1899) muß den freien Annulus beobachtet haben, da er sagt, daß die Entwicklung der Bulla mit der von *Nycticebus* übereinstimmt, aber schon viel früher ist er durch Blanchard auf Taf. XXII (Fig. 12 und 14) seiner »Organisation du Règne Animal« abgebildet; der zu dieser Tafel gehörende Text ist jedoch nie erschienen.

Fig. 90.



Tarsius tarsius Erxl., Embryo, Ventralansicht, vergr. 2 : 1. *a.s.* Alisphenoid; *a.t.* Annulus tympanicus; *b.* Bulla; *b.o.* Basioccipitale; *b.s.* Basisphenoid; *e.o.* Exoccipitale; *f.g.* For. postglenoideum; *f.c.e.* For. caroticum post.; *f.s.* For. stylomastoideum; *J.* Jugale; *m.* Mastoid; *m.t.* Trommelfell; *p.p.* Pars petrosa; *s.o.* Supraoccipitale; *sq.* Squamosum.

Bei dem jüngsten Embryo, welchen ich untersucht habe, steht der Annulus schon fast vertikal. Die Bulla ist schon verknöchert, aber in ihrem Rande sind noch Knorpelkapseln zu finden. Wie bei den übrigen *Prosimiae* besteht sie aus einer schmalen Lamelle, welche sich von dem Promontorium erhebt und davon nicht durch eine Naht getrennt ist; als eine Eigentümlichkeit von *Tarsius* kommt nun jedoch hinzu, daß sie sich weit nach vorn vom Annulus fortsetzt und daß dieser vordere Teil durch Umbiegen des unteren Randes lateralwärts eine Ausbauchung der Paukenhöhle bildet, deren Wand lateralwärts einen Längsspalt hat. Dieser Spalt ist eine Verlängerung des Ostium tymp. tubae, welches zwischen Tympanicum und Bulla offen bleibt. Die Ausbauchung der Bulla ist mit der der jungen *Lorisidae* (S. 670) zu vergleichen, aber sie ist bei *Tarsius* viel stärker entwickelt.

Bei einem älteren Embryo (Fig. 90) ist der Zustand ziemlich derselbe, außer daß die Ausbauchung noch etwas in Größe zugenommen hat; schon äußerlich ist sie durch eine schwache Rinne vom hinteren, nicht aufgeblähten Teil der Bulla getrennt.

Auch bei dem erwachsenen *Tarsius* sind zwei Abteilungen zu unterscheiden: eine vordere, breitere und stärker aufgeblähte und eine hintere, schmälere und kleinere. Mit der letzteren ist jetzt das Tympanicum verwachsen, das jedoch keinen Teil der Paukenhöhlenwand bildet, sondern nur den äußeren Gehörgang. Dieser besteht aus einem Recessus meatus, dessen Wand plötzlich umbiegt in diejenige eines kurzen zylindrischen Teiles. Hyrtl nennt den Gehörgang von *Tarsius* »sehr lang« im Vergleiche zu *Nycticebus* und *Loris*: ich finde ihn jedoch eher kürzer als länger. Der zylindrische Gehörgang ist wahrscheinlich ringsum geschlossen und liegt unter der Superficies meatus. Diese ist durch einen kleinen Proc. posttympanicus und postglenoideus begrenzt und nach innen von diesem letzteren durch ein großes For. postglenoideum. Gleich über der Gehöröffnung liegt ein kleines Foramen, das während dem Leben durch eine Membran geschlossen und in der Seitenwand des Meatus temporalis gelegen ist (bei dem Embryo ist es nicht vom For. postglenoideum getrennt).

Der hintere Teil der Bulla ist deutlich vom Mastoid und Exoccipitale abgegrenzt: er erreicht das Basioccipitale nicht, indem dieses im Zusammenhang mit der Verlagerung des Hinterhauptloches nach vorn, ebenfalls weit nach vorn liegt. Das For. lacerum post. ist schmal spaltförmig. Der vordere Teil der Bulla ist vom hinteren

äußerlich nur durch eine äußerst schwache quere Rinne getrennt und mehr nach außen durch eine Öffnung, das For. caroticum post. Dieser Teil der Bulla erstreckt sich großenteils nach vorn vom Trommelfell: die Bulla »wölbt sich nach vorn nach der Fossa pterygoidea, welche dadurch eine eigentümliche Gestalt bekommt und nach innen gegen das Basioccipitale, welches sie zusammendrückt« (Winge, 1895[b], S. 15). Wie aus jungen Schädeln hervorgeht, ist es nicht nur das Basioccipitale, sondern auch das hintere Ende des Basisphenoid, welches durch die Bullae zusammengedrückt wird. Diese berühren einander dadurch fast in der Medianlinie. Der Rand des Basioccipitale biegt sich längs der inneren Wand der Bulla etwas nach unten um. Der Spalt in der lateralen Wand der vorderen Abteilung der Bulla ist beim erwachsenen Schädel geschlossen.

Durch diese Ausbauchung nach vorn wölbt sich die Bulla noch weiter über das Ostium tymp. tubae hin als es bei den andern *Prosimiae* der Fall ist. Es entsteht auf diese Weise ein knöcherner Kanal für die Tuba, gebildet durch die Bulla und lateralwärts durch den erhabenen Margo fissurae und den hiermit nach der Art der *Lemuriden* verwachsenen Proc. pterygoideus alisphenoidei.

Die Paukenhöhle.

Tarsius tarsius Erxl. — Die beiden Teile der erwachsenen Bulla, welche schon äußerlich zu unterscheiden sind, sind innen großenteils durch ein Knochenseptum, welches sich in einer auf der Längsachse der Bulla queren Richtung vom Petrosum erhebt, voneinander getrennt. Im hinteren, kleineren Teil der Paukenhöhle liegen die beiden Fenestrae, die Gehörknöchelchen und die Öffnung der Tuba. Dieser Teil hat nur nach hinten eine kleine Ausbauchung, welche dadurch entsteht, daß sich die Bulla hier etwas vorbei dem Promontorium ausdehnt: die innere Wand dagegen ist nur wenig ausgehöhlt: die innere vordere Wand wird durch das Septum gebildet. Dieses endet nach außen mit einem verdickten Rand, welcher den Can. caroticus umgibt und die mediale Begrenzung des Ostium tymp. tubae bildet. Unter diesem Ostium findet man eine zweite kleinere Öffnung, welche zum vorderen Teil der Paukenhöhle Zutritt gibt. Im Gegensatz zu den *Lorisidae* ist das Septum also nicht vollständig.

Der vordere Teil der Paukenhöhle ist also als eine Nebenhöhle zu betrachten. Diese bildet eine große Blase, welche nicht nur nach außen, sondern auch in die Gehirnhöhle hervorragt und einen Teil der Wand derselben bildet. Die kleine Öffnung, welche zu der

eigentlichen Paukenhöhle Zutritt gibt, liegt in der hinteren äußeren Ecke. Die Wand ist bis auf einzelne niedrige Leisten glatt.

Die Entwicklungsstadien, welche ich untersucht habe, geben Aufklärung über die Entstehung des Septum. Ich habe schon beschrieben, wie bei Embryonen eine Ausbauchung der Bulla gefunden wird, welche noch von außen durch eine spaltförmige Verlängerung der Tuba-Öffnung zugänglich ist. Das Septum ist dann schon vorhanden, aber nicht verknöchert und ist wahrscheinlich nichts andres als eine Schleimhautfalte, welche von der inneren Wand der Bulla aus eine Duplikatur um den Can. caroticus bildet.

Lateral vom Septum bleibt also zwischen Bulla und Tympanicum nur eine kleine Öffnung frei, welche teils für die Tuba bestimmt ist, teils die beiden Teile der Paukenhöhle vereinigt. Während der weiteren Entwicklung bläht sich nun erstens der vordere Teil stark auf und zugleich biegt sich die äußere Wand weiter nach oben und innen um (ihr Rand bleibt am Dach der Paukenhöhle als eine niedrige Leiste sichtbar), wodurch der Spalt geschlossen und die ursprüngliche Öffnung in zwei Foramina geteilt wird: das Ostium tymp. tubae und die Kommunikationsöffnung zwischen beiden Teilen der Paukenhöhle.

Ein Sinus epitympanicus fehlt.

Arterienverlauf.

Tarsius tarsius Erxl. — Die Öffnung in der Bulla, welche schon gleich ins Auge springt und gelegen ist auf der Grenze der beiden Hälften, ist der Eingang des Can. caroticus (Burmeister, 1846). Beim Embryo, wo das Tympanicum noch ringförmig ist, und nicht mit der Bulla verwachsen, ist die Öffnung noch nichts andres als ein tiefer, durch den Annulus geschlossener Einschnitt in den äußeren Rand der Bulla (Fig. 90). Die Carotis läuft von hier durch den Rand des Septum der Paukenhöhle eingeschlossen, cranialwärts, um an der Spitze der Cochlea die Gehirnhöhle zu erreichen. Die Wände des Kanals, wodurch die Carotis verläuft, sind schon verknöchert vor dem Septum selbst.

Winge (l. c., S. 38) vermutet, nach dem Schädel zu urteilen, daß die Carotis, noch ehe sie die Bulla erreicht, eine Art. stapedia abgibt, welche in die Paukenhöhle durch eine Öffnung hinten in der Bulla eintritt. Es ist mir nicht gelungen, diese Öffnung zu finden und (bei *T. fuscus* Fischer) ebensowenig eine Art. stapedia mit dem durch Winge vorausgesetzten Verlauf. Dagegen geht von dem

Carotiskanal, da wo dieser das Promontorium erreicht, also innerhalb der Paukenhöhle, ein andrer Knochenkanal aus, welcher sich längs dem Promontorium nach hinten begibt, vor der Fen. cochleae bleibt und durch die Schenkel der Stapes hindurchgeht; die Art. stapedia verhält sich also ganz wie bei den *Lemuridae*.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialiskanal ist ganz geschlossen. Das For. stylomastoideum ist klein und liegt in der kurzen Rinne, welche das hintere Ende der Bulla von dem Mastoid trennt.

Beim Embryo verläßt der noch knorpelige Zungenbeinbogen zusammen mit dem Facialis die Paukenhöhle zwischen Tympanicum und hinterem Ende der Bullalamelle. Später besteht er nach Burmeister aus drei Knöchelchen, von welchen das obere sich mittels einem Bande an die Bulla heftet. Die Stelle, wo diese Anheftung stattfindet, ist am Schädel nicht deutlich zu bestimmen. Ob eine Verknöcherung des Tympanohyale stattfindet, kann ich nicht angeben.

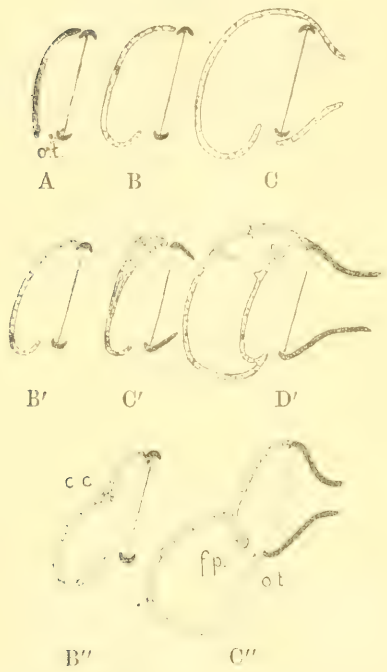
Zusammenfassung.

Alle recenten *Prosimiae* stimmen darin überein, daß sie eine gut entwickelte Bulla besitzen, welche, wenigstens soweit sie die Wand der Paukenhöhle bildet, aus einer umgebogenen Lamelle des Petrosum entsteht. Nach der Art, wie sich das Tympanicum verhält, kann man sie jedoch in zwei Gruppen einteilen: bei der ersten, wozu die *Lemuridae* und die *Chiromyidae*, also alle Arten von Madagaskar, gehören, bleibt jener Knochen während des ganzen Lebens schmal und frei von der Bulla, bei den übrigen (*Lorisidae* und *Tarsiidae*) verwächst er damit und bildet einen äußeren Gehörgang.

Bei der erstgenannten Gruppe verhält sich das Tympanicum dabei in einer Weise, wie man es ferner unter den Säugetieren nur bei den *Tupajidae* findet: es liegt in der Gestalt eines schmalen, unvollständigen Ringes innerhalb der Bulla, nur mit den Enden seiner beiden Schenkel in Berührung mit der Wand. Auch in der Bulla selbst besteht viel Übereinstimmung mit *Tupaja*, jedoch mit diesem wichtigen Unterschied, daß sie nicht selbständig, sondern vom Petrosum aus zu verknöchern scheint (Winge, Major). Sie fängt an als eine schmale, längs der unteren Fläche des Promontorium sich erhebende Lamelle, welche sich allmählich verbreitert und zugleich nach der Paukenhöhle hin konkav wird (vgl. Fig. 91 A—C). Trägt dieses schon zur Vergrößerung der Paukenhöhle bei, in noch

höherem Grade geschieht dieses dadurch, daß zugleich der mediale Teil der Pars petrosa ausgehöhlt wird, und zwar dermaßen, daß die Paukenhöhle nur durch eine dünne Wand, welche wie zur Bulla gehörig aussieht, von dem Cavum cranii getrennt bleibt. Indem auch eine kleine, vorwärts gerichtete Ausbauchung gebildet wird, entsteht lateral von dieser eine Knochenleiste, welche stark an das Septum von *Tupaja* erinnert (B—C). Das Tympanicum liegt anfänglich dem äußeren Rand der Bulla an, aber später schiebt sich dieser über dasselbe hin und nimmt es in dieser Weise in sich auf (C).

Fig. 91.



Schematische Darstellung der Entwicklung der Bulla bei den *Prosimiae*, Horizontalschnitte. A—B—C *Lemuridae*, A—B′—C′—D′ *Lorisidae*, A—B″—C″ *Tarsiidae*. *c.c.* Can. caroticus; *f.p.* For. pneumaticum; *o.t.* Orific. tubae.

Bei ihrer ersten Anlage ist die Bulla der *Lorisidae* und *Tarsiidae* ganz gleich der der *Lemuridae*: auch hier entsteht eine Lamelle des Petrosum, an deren Außenrand der Annulus tympanicus stößt. Dieser wird dann jedoch nicht umwachsen, sondern verschmilzt, nachdem er angefangen hat einen äußeren Gehörgang zu bilden, mit dem Rande der Bulla (s. Fig. 91). Diese letztere weicht sehr von den *Lemuridae* ab und ist nicht weniger verschieden bei den beiden Familien untereinander. In der folgenden Weise sind diese miteinander in Zusammenhang zu bringen.

Von dem Rec. epitympanicus geht schon bei den *Lemuridae* und *Chiromyidae* ein Sinus aus, welcher jedoch selten so groß ist, daß er eine äußerlich sichtbare Aufblähung des Squamosum (*Arahis*) oder des Mastoid (*Lepidolemur*) verursacht. Bei den *Lorisidae* ist die Nebenhöhle in dem Mastoid nun immer sehr groß und bläht nicht nur das Mastoid auf, sondern setzt sich von hier aus auch nach vorn in die Innenwand der Bulla fort, welche dadurch in zwei Lamellen gespaltet wird (C′—D′). Dabei wird auch das Petrosum ausgehöhlt

in derselben Weise wie bei den *Lemuridae*, wodurch auch hier die Bullawand die Schädelhöhle begrenzen hilft. Die Aushöhlung der Bullawand hat keinen Einfluß auf die äußere Gestalt der Bulla, welche mit der der *Lemuriden* übereinstimmt, sondern verursacht ein Auseinanderfallen der Paukenhöhle in einen lateralen und einen medialen Teil, getrennt durch ein Septum, welches aus dem lateralen Blatt der ursprünglichen Bullawand besteht. Beide Höhlen kommunizieren nur indirekt mittels der Mastoidhöhle. Die Verbindung dieser letzteren mit der medialen Abteilung der Bulla scheint jedoch sekundär verloren gehen zu können.

Auch die Bulla der *Tarsiidae* ist geteilt. Diese Teilung ist jedoch in einer vollständig andern Weise entstanden als diejenige der *Lorisidae*, so daß ihre Bulla wohl von der der *Lemuridae*, nicht jedoch von der der *Lorisidae* abgeleitet werden kann. Denkt man sich, daß die Aushöhlung der Bulla der *Lemuridae* nur vorn und außerdem großenteils in der Richtung nach vorn stattfindet, dann bekommt man einen Zustand, der schon sehr viel mit dem von *Tarsius* übereinstimmt (B″—C′). Die Bullawand besteht also aus zwei Teilen: einem hinteren, wenig konkaven und einem vorderen, stark aufgeblähten Teile, welcher wie bei den andern Familien die Gehirnhöhle begrenzt. Die Ursache dieser Verlagerung des am meisten aufgeblähten Teils der Bulla muß gesucht werden in der Verschiebung des For. magnum nach vorn, und also indirekt in der Vergrößerung der Orbitae und in der aufgerichteten Körperhaltung, welche zusammen die Verschiebung des Hinterhauptloches verursacht haben (s. Weber, 1904). Dieses letztere ist dabei zwischen dem hinteren Teile der Bullae zu liegen gekommen, wodurch eine Aufblähung dieses Teils unmöglich wurde. Mit dem For. magnum ist auch die Halswirbelsäule und ihre Umgebung und damit auch die Carotis int. nach vorn verschoben mit der Folge, daß auch das For. caroticum post., welches bei den *Lemuriden* ganz hinten an der Bulla liegt, nach vorn gerückt und jetzt nahe dem vorderen Rande des Trommelfells gelegen ist. Diese Verschiebung des For. caroticum muß stattgefunden haben längs der Grenze von Bulla und Tympanicum, wie daraus hervorgeht, daß es bei jungen Tieren, wo Tympanicum und Bulla noch nicht miteinander verschmolzen sind, nur noch aus einem Einschnitte in den äußeren Rand der letzteren besteht. Von dem For. caroticum aus verläuft die Carotis längs der Wand der Bulla nach dem Promontorium; sie nimmt dabei den nächsten Weg und bildet auf diese Weise, um nicht die Krümmung der

Bullawand mitzumachen, eine Schleimhautfalte, welche später verknöchert (C''). Hierdurch entsteht ein Septum, das den vorderen aufgeblähten Teil der Paukenhöhle von dem hinteren Teile trennt, bis auf eine kleine, lateral von der Zwischenwand befindliche Öffnung.

Aus dieser Betrachtung geht hervor, daß die Bulla der *Lemuriden* und *Chiromyiden* als die ursprüngliche unter den *Prosimiae* angenommen werden muß. Weist dieses schon darauf hin, daß auch das freie Tympanicum eine primitive Eigenschaft ist, noch wahrscheinlicher wird dieses durch die Übereinstimmung, welche darin und in andern Eigenschaften der *Lemuridae* mit den *Tupajidae* besteht. Diese Übereinstimmung besteht z. B. auch im Verlaufe der Arterien durch die Paukenhöhle. Die Carotis int. betritt diese durch ein For. caroticum post., welches hinten an der Bulla zwischen dieser und Mastoid, zuweilen mehr nach innen, zuweilen mehr nach außen, gelegen ist; sie läuft dann längs dem Promontorium und gibt innerhalb der Paukenhöhle eine Art. stapedia ab; sowohl die Carotis selbst wie die Art. stapedia sind großenteils durch Knochenröhren eingeschlossen. Bei *Tarsius* ist das For. carot. posterius, wie oben beschrieben ist, zwischen Bulla und Tympanicum vorwärts verschoben, aber übrigens ist hier der Zustand ganz mit dem der *Lemuridae* und *Chiromyidae* zu vergleichen. Bei den *Lorisidae* (und nach den Öffnungen im Schädel zu urteilen ist dasselbe als Ausnahme auch bei einzelnen *Lemuridae* der Fall) liegt das For. caroticum zwar wie bei den *Lemuriden* Regel ist, aber es läßt hier nur einen rudimentären Zweig der Carotis durch, welcher vielleicht mit der Art. stapedia der übrigen zu vergleichen ist; die Carotis selbst bleibt außerhalb der Paukenhöhle und tritt in die Gehirnhöhle hinein durch das For. lacerum ant.

Bei der übrigens so großen Ähnlichkeit zwischen den *Lemuridae* und den *Tupajidae* liegt die Vermutung nahe, daß die Bulla beider homolog ist und also auch bei den *Lemuridae* ursprünglich selbständig gewesen ist. Wiewohl es nicht unmöglich ist, daß hierfür noch ontogenetische Beweise würden gefunden werden können, ist es nach den augenblicklich bekannten Tatsachen wahrscheinlicher, daß die Verknöcherung direkt vom Petrosum aus stattfindet. Die Gründe, woraufhin ich dessenungeachtet meine, daß die Bulla der *Prosimiae* von einem Entotympanicum abgeleitet werden muß, habe ich zum Teil schon in dem »Allgemeinen Teil« (S. 366) auseinandergesetzt. Als ein weiterer Beweis hierfür kann noch das Vorkommen von Knorpelzellen in der jungen, schon verknöcherten Bulla von *Tarsius* gelten: wäre sie als Exostose des Petrosum entstanden, dann

würde sie nicht knorpelig präformiert sein. Nimmt man mit Tandler an, daß die Carotis int. bei allen *Prosimiae* homolog ist (was jedoch nicht ganz sicher ist), dann kann auch ihr Verlauf als ein Beweis für eine ursprüngliche Trennung zwischen Bulla und Petrosum gelten. Denn da sie bei einigen innerhalb, bei andern außerhalb der Paukenhöhle verläuft, muß sie eine Verschiebung durch die Wand dieser Höhle hindurch erlitten haben, und dieses ist bei einer von Anfang an undurchbrochenen Wand schwer zu verstehen.

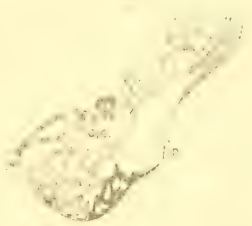
XV. Simiae.

Hapalidae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Beim erwachsenen Tiere ist eine Bulla ossea vorhanden, die sowohl mit dem Petrosum wie mit dem Tympanicum ein Ganzes bildet (Fig. 92). In der Gestalt zeigt sie viele Übereinstimmung mit der der *Prosimiae*, namentlich *Tarsius*. Sie breitet sich wie bei dem letzteren weit nach vorn von der äußeren Gehöröffnung aus, aber ist weniger aufgebläht und schmäler und wird nach vorn allmählich niedriger, während keine deutliche Grenze zwischen einer vorderen und einer hinteren Abteilung zu beobachten ist; wohl ist der sehr kurze, weite äußere Gehörgang mehr oder weniger deutlich durch eine Rinne von der übrigen Bulla getrennt.

Fig. 92.



Midas, Frontalschnitt. *c.c.* Can caroticus; *f.p.* For. pneumaticum.

Auch die Umgebung ist fast identisch mit dem gewöhnlichen Zustande der *Prosimiae*. Nach innen senkt sich die Bulla allmählich hinab zum Basioccipitale und mit ihrer vorderen Spitze zum Basisphenoid. In der hinteren Hälfte der medialen Wand der Bulla, etwas vor dem For. lacerum posterius, liegt das For. caroticum post. Das For. lacerum anterius fehlt. Der laterale Rand der Vorderspitze grenzt an das Alisphenoid und unmittelbar oder fast unmittelbar an das For. ovale (indem das Alisphenoid keinen oder nur einen schmalen hinteren Rand für diese Öffnung bildet). Unter diesem Foramen liegt die Öffnung für die Tuba auditiva, welche ventralwärts durch die Bulla unsichtbar gemacht wird; diese trägt hier einen kurzen und stumpfen, mehr oder weniger deutlichen Proc. styliformis. Lateral von dem Alisphenoid wird die Bulla wie bei den

Prosimiae durch den Margo fissurae begrenzt, welcher nicht mit dem Proc. pterygoideus vereinigt ist. Die äußere Gehöröffnung, deren Rand mit dem Squamosum verwachsen ist, ist groß infolge des fast gänzlichen Fehlens eines äußeren Gehörganges: das Tympanicum ragt ringsum nur mit einem schmalen, nur vorn etwas breiteren Rande über das Trommelfell hinaus. Das Mastoid ist in leichtem Grade aufgebläht.

Die Paukenhöhle.

Das Innere der Paukenhöhle habe ich bei *Midas rosalia* L. näher untersucht.

Die Paukenhöhle im engeren Sinne, die zusammen mit dem Rec. epitympanicus die Gehörknöchelchen und die beiden Fenestrae enthält, ist ziemlich geräumig, aber wird nur durch den hinteren, weniger aufgeblähten Teil der Bulla eingeschlossen. Von dem übrigen Teile der Bullahöhle ist sie durch eine fast vollständig knöcherne Zwischenwand getrennt. Einige niedrige Leisten springen von ihrer Wand in die Paukenhöhle vor.

Vorn in der Paukenhöhle liegt das Ostium tympanicum tubae, welches direkt nach außen führt. Es liegt an dem vorderen Ende einer kurzen trichterförmigen Verlängerung der Paukenhöhle nach vorn von dem Trommelfell. Die äußere Wand dieser Abteilung der Paukenhöhle wird durch den Teil der Seitenwand der Bulla gebildet, welcher an den Margo fissurae grenzt, ihre innere Wand durch das Septum, ihre obere Wand durch das weit nach vorwärts verlängerte Tegmen tympani (das Alisphenoid ist von der Paukenhöhle ausgeschlossen). Diese ganze Abteilung (Pars tubaria) der Paukenhöhle ist homolog mit dem Canalis musculo-tubarius des Menschen. Ein Anfang einer Trennung in zwei übereinander liegende Teile durch eine niedrige Leiste (Septum tubae), welche sich von der medialen Wand erhebt, ist denn auch vorhanden; die obere Abteilung ist für den M. tensor tympani bestimmt, die untere für die Tuba.

Mit der Paukenhöhle kommunizieren zwei Systeme von Nebenhöhlen.

Das vordere System hängt mit der Paukenhöhle durch eine Öffnung zusammen, welche das Septum gleich nach innen vom Ostium tubae durchbohrt. Dieses Foramen pneumaticum liegt mithin in der Pars tubaria und zwar in der unteren (Tuba-)Abteilung. Das System besteht aus einer Höhle, welche den vorderen Teil der Bulla anfüllt und von unregelmäßig sich kreuzenden Knochenbälkchen und -septen

durchzogen ist, so daß ein zelliger Raum, die Cellulae petrosae von Hyrtl (1845), entsteht (Fig. 92). Nach vorn setzen diese sich bis in die Spitze der Bulla, nach hinten bis nach innen von und selbst unter die Paukenhöhle selber fort und schließen das For. caroticum post. sowohl medial- wie lateralwärts ein, aber breiten sich nicht nach hinten von demselben aus. Äußerlich wird die Grenze zwischen der eigentlichen Paukenhöhle und den Cellulae also ungefähr durch das For. caroticum angegeben: davor liegt die Wand der Cellulae petrosae, dahinter die der eigentlichen Paukenhöhle. Zwischen der letzteren und dem For. lacerum post. ist noch ein Teil der Labyrinthwand selbst sichtbar.

Da die ganze Vorderspitze des Petrosum durch die Cellulae gefüllt wird, kann von der Bulla hier, wie bei den *Prosimiae*, gesagt werden, daß sie einen Teil der Wand der Hirnhöhle bildet.

Die zweite Nebenhöhle, gleichfalls zellig, die Cellulae mastoideae, kommuniziert mit dem Rec. epitympanicus durch eine Öffnung in dem Tegmen tympani, über den Gehörknöchelchen gelegen (wie bei den *Prosimiae*). Sie erstreckt sich in den hinteren Teil des Squamosum und in das damit verwachsene Mastoid und verursacht die äußerlich sichtbare schwache Aufblähung dieser Teile. Das For. pneumaticum ist deutlich und es gibt keinen allmählichen Übergang zwischen Recessus und Cellulae wie beim Menschen. Die wenig entwickelten Cellulae im Squamosum sind beim untersuchten Schädel fast vollständig von den viel mehr ausgedehnten im Mastoid getrennt: nur gleich innerhalb des For. pneumaticum hängen sie untereinander zusammen (Fig. 92). Die Mastoidzellen kommunizieren mittels eines größeren Raumes, dem Antrum mastoideum, welches jedoch nicht so deutlich ist wie beim Menschen, mit dem For. pneumaticum. Die Cellulae setzen sich nicht (in der Weise der *Lorisidae*) in die Bullawand fort und bleiben also durch den hinter dem For. caroticum gelegenen Abschnitt dieser Wand von den Cellulae petrosae getrennt.

Der Canalis caroticus.

Das For. caroticum posterius, welches wenig oder nicht größer ist als bei den *Lemuriden* und bei *Tarsius*, liegt, in der Hauptsache nach unten und innen schauend, in der medialen Wand der Bulla vor dem For. lacerum post. Eine vertikale und frontale Fläche, welche durch das For. caroticum gezogen wird, schneidet das Trommelfell ungefähr in seiner Mitte: die Öffnung liegt also mehr nach

vorn als bei den *Lemuriden*, aber nicht so weit wie bei *Tarsius*. Streng genommen ist ihre Lage in der Bulla nur scheinbar: sie gibt fast genau die Stelle an, wo die Wand der Paukenhöhle in die Labyrinthwand selbst übergeht und liegt also medial von der Bullawand. Es ist dies ein wichtiger Unterschied von *Tarsius*.

Der Can. caroticus läuft, ganz durch Knochen geschlossen, von dem For. caroticum aus schräg nach oben und nach vorn; er ist ein wenig gebogen, so daß sein letzter Teil mehr nach vorn gerichtet ist als der Anfang, und verläuft durch das Septum, welches die Paukenhöhle von den Cellulae petrosae trennt, längs dem Promontorium. Das For. pneumaticum, welches das Septum durchbohrt, liegt unmittelbar vor und unter (oral von) dem Can. caroticus (vgl. Fig. 92). Der Kanal erreicht die Hirnhöhle durch eine Öffnung (For. caroticum anterius), in der Spitze des Petrosum auf der Grenze von Pars petrosa und Cellulae gelegen, und infolge der Bedeckung des For. lacerum äußerlich nicht sichtbar.

Eine Art. stapedia (soweit sie durch die Paukenhöhle läuft) fehlt (*Hapale penicillata*: TANDLER).

Zusammensetzung der Bulla.

Da die Entwicklung unbekannt ist, ist die Zusammensetzung der Bulla natürlich nicht mit Sicherheit festzustellen. Wegen der Übereinstimmung mit *Prosimiae* einerseits und mit dem Menschen anderseits, ist es indessen sehr wahrscheinlich, daß sie durch Petrosum und Tympanicum gebildet wird. Während das letztere sich bei *Prosimiae* nicht nach innen zu verbreitert, ist dies bei den *Hapalidae* offenbar wohl der Fall, jedoch nur längs seinem unteren, vorderen Rande. Hierdurch bildet es die laterale Wand der Pars tubaria, also den Teil der äußeren Bullawand, welcher längs dem Margo fissurae, zwischen Trommelfell und Ostium tubae liegt und nach vorn in den Proc. styliformis ausläuft: der entsprechende Wandteil wird wenigstens auch beim Menschen durch das Tympanicum gebildet. Die Cellulae petrosae erstrecken sich auch bis dahin.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Facialis ist vollständig durch Knochen umgeben. Das For. stylomastoideum liegt hinter der Gehöröffnung in der schwachen Rinne, wodurch Bulla und Mastoid teilweise voneinander getrennt sind. Das Tympanohyale ist wahrscheinlich mit Bulla und Tympanicum verwachsen: jedenfalls ist es nicht deutlich sichtbar. HOWES

(1897, S. 520) erwähnt, daß den *Hapalidae* gewöhnlich ein Proc. styloideus zugeschrieben wird; ich finde hiervon jedoch keine Spur.

Cebidae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Die Gestalt der Bulla ist nicht ungleich derjenigen von den *Hapalidae*, aber breiter und meistens niedriger. Im allgemeinen gilt die Regel, daß die Aufblähung bei den kleineren Arten größer ist als bei den größeren; am geringsten ist sie bei *Mycetes*, stark bei *Chrysothrix* und nach den Angaben auch bei *Callithrix*. Nach außen geht die Bulla in einen sehr kurzen äußeren Gehörgang über, welcher nichts mehr ist als ein etwas verbreiterter Rand des Annulus tympanicus. Längs ihrem Außenrand kann sie jedoch nach Joseph (1878) bei einigen Genera (*Mycetes*, *Cebus* u. a.) in hohem Alter uneben werden durch gekornte Knochenauflagerungen oder zapfenartige Fortsätze (bei Pithecia sanatas Geoffr.) und Spuren der Höcker, von denen beim Menschen und den Affen Afrikas und Asiens die Bildung der Knochenmasse für den Boden und die vordere Wand des knöchernen äußeren Gehörganges ihren Ausgang nimmt.

Auch über die Umgebung läßt sich nach der Beschreibung der *Hapalidae* fast nichts bemerken. Der Proc. styliformis ist meistens sehr undeutlich. Die Aufblähung des Mastoid ist gering und fehlt bei *Mycetes* sogar ganz.

Die Paukenhöhle.

Die Paukenhöhle habe ich namentlich bei einem jungen Schädel von *Ateles paniscus* L. untersucht.

Auch diese zeigt große Übereinstimmung mit *Hapale*. Die eigentliche Paukenhöhle ist in der Regel sehr schmal, indem der Sulcus tympanicus nahe der medialen Wand liegt. Auch die Pars tubaria ist verschmälert und nähert sich schon der Gestalt des Can. musculo-tubarius der Affen der alten Welt. Eine schwache Längsleiste auf ihrer medialen Wand, welche hinten nach innen vom Manubrium mallei mit einem Proc. cochleariformis endet, teilt sie auch hier unvollständig in eine obere Abteilung für den Tensor tympani und eine untere für die Tuba.

Mit der Paukenhöhle hängen dieselben Nebenhöhlen zusammen wie bei *Midas*.

Die Öffnung, womit die Cellulae petrosae mit der Paukenhöhle

kommunizieren, ist groß und nimmt den größten Teil der medialen Wand der unteren (Tuba-)Abteilung der Pars tubaria ein. Sie ist dadurch nicht nur von der Paukenhöhle aus, sondern oft auch äußerlich, nach innen vom Ostium tubae, sichtbar. Die Cellulae füllen die ganze Bulla auf und sind (wenigstens bei *Ateles paniscus* und *Cebus capucinus*) weiter als bei *Midas*. Sie lassen die Bulla in derselben Weise wie bei den *Hapalidae* sich an der Begrenzung der Gehirnhöhle beteiligen. Dagegen ist ein Unterschied mit *Midas*, daß die Höhlen sich weiter nach hinten erstrecken und das For. caroticum an allen Seiten einschließen.

Die Cellulae mastoideae hangen in der gewöhnlichen Weise mit der Paukenhöhle zusammen durch eine über den Gehörknöchelchen gelegene Öffnung und füllen das Mastoid und das hintere Ende des Squamosum an. Sie verursachen die kaum sichtbare Aufblähung dieses Teils des Schädels. Auch diese Höhlen sind bei *Ateles* geräumiger als bei *Midas*, wodurch kein Antrum mastoideum zu unterscheiden ist. Wohl sind die Cellulae deutlich von dem Recessus abgegrenzt. Die Cellulae im Mastoid und die im Squamosum scheinen nur unvollständig getrennt zu bleiben.

Auf der Grenze von Bulla und Mastoid kommen Cellulae petrosae und mastoideae in unmittelbarer Nähe zueinander. Eine Kommunikation besteht jedoch bei dem von mir untersuchten Schädel von *Ateles paniscus* nicht.

Soweit ich sehe, sind die Cellulae bis jetzt nur durch Breschet (1836) genauer beschrieben, gleichfalls für *Ateles* (»*A. belzebuth*«); er schreibt: »Il y a deux prolongements de cellules postérieures, communiquant avec la caisse par une ouverture qui se trouve immédiatement au dessus de l'enclume, et derrière cet osselet; ces cellules s'étendent de là en arrière, où elles constituent, à proprement parler, les cellules mastoïdiennes; elles se dirigent ensuite en dedans, et parviennent jusqu'au bord du trou déchiré. Les cellules antérieures, beaucoup plus vastes que les postérieures, n'ont point d'analogues dans l'homme; elles communiquent avec la caisse par un orifice qui se trouve à la partie antérieure et inférieure de celle-ci, au devant du canal carotidien qui sépare ces cellules du tympan lui-même. Ces cellules s'étendent depuis le bord antérieur du trou déchiré jusqu'à la partie du sphenoïde, qui correspond à la fosse pituitaire. Elles correspondent à un renflement osseux qui, chez ce singe, représente une espèce de bulle (bulla)« (l. c. S. 241).

Hyrtl (1845) erwähnt zwar die Cellulae petrosae und ihr For.

pneumaticum: »Die vordere Wand der Paukenhöhle besitzt, ausser der bei den Brüllaffen sehr grossen Insertionsöffnung der Tuba Eustachii, eine zweite Apertur, die zu den jenseits des carotischen Canales liegenden Felsenbeinzellen geleitet«; er gibt jedoch für Affen im allgemeinen, ohne eine Ausnahme für die *Platyrrhinae* zu machen, an, daß die Cellulae mastoideae mit den Cellulae petrosae direkt zusammenhängen. Natürlich ist es möglich, daß die schmale Zwischenwand zwischen beiden Höhlen zuweilen durchbricht; die Hauptsache ist jedoch, daß sie getrennt sein können, und sich also von zwei verschiedenen Punkten aus entwickeln müssen.

Nach Bergs Beschreibungen und Abildungen (1903) von Abgüssen der Höhlen des Ohres von *Mycetes seniculus* und *Chrysothrix sciurea*, stimmen die Nebenhöhlen bei diesen Arten überein mit denen von *Ateles* (nur ist bei *Chrysothrix* auch ein Teil des Squamosum vor der Gehöröffnung pneumatisiert); ob sie miteinander kommunizieren oder nicht, wird jedoch aus diesen Darstellungen nicht deutlich. Hyrtl widerspricht der Angabe von Blainville (1822), nach welcher die Höhlen sich bei den »Sapajou's« (*Cebus* usw.) bis in das Parietale erstrecken sollten.

Der Canalis caroticus.

Das For. caroticum post. ist zuweilen (*Cebus*, *Chrysothrix*) nicht oder wenig weiter als bei den *Hapalidae*, bei andern dagegen (*Ateles*, *Lagothrix*, *Mycetes*) erreicht es eine viel beträchtlichere Größe. In der Regel liegt es etwas mehr nach hinten als bei den *Hapalidae*; am meisten ist dies der Fall bei *Mycetes*, wo es ungefähr auf gleicher Höhe liegt wie der hintere Rand des Trommelfells. Es schaut immer hauptsächlich nach unten und ferner mehr oder weniger nach innen und hinten.

Von dieser Öffnung aus läuft der Carotiskanal nach oben und vorn. Anfänglich ringsum durch die Cellulae petrosae eingeschlossen (wenigstens bei *Ateles*) erreicht der Kanal bald das Promontorium. Hier biegt er mehr nach vorn um (bei *Mycetes seniculus* bildet der zweite Teil nach Berg einen Winkel von 120° mit dem ersten), läuft längs dem Promontorium und trennt die Paukenhöhle von den Cellulae petrosae. Er bildet längs der Innenwand der Paukenhöhle einen Wulst, welcher, wie zu erwarten war, besonders bei den Formen mit weitem Carotiskanal (*Ateles*, *Lagothrix*, *Mycetes*) deutlich ist und sehr dazu beiträgt die Paukenhöhle, an erster Stelle ihre Pars tubaria, zu verengern. Das For. pneumaticum zwischen

Paukenhöhle und Cellulae petrosae liegt unmittelbar vor dem Kanal und wird also durch ihn eingeengt. Zwischen Labyrinthwand und Cellulae petrosae hindurch erreicht der Kanal schließlich die Gehirnhöhle, mit einer äußerlich unsichtbaren Öffnung.

Eine Art. stapedia fehlt (*Ateles paniscus*: TANDLER).

Zusammensetzung der Bulla.

Bei einem Fötus von *Cebus* spec. zeigt die Bulla ungefähr dieselbe Gestalt wie bei einem jungen *Tarsius*: hinter dem For. caroticum liegt nur eine schmale Lamelle, von der Pars petrosa sich erhebend; davor ist sie schon aufgebläht. Das For. caroticum post. liegt jedoch nicht zwischen Bulla und Annulus, sondern zwischen erstgenannten und Pars petrosa.

Das Tympanicum ist bei demselben Fötus ein fast vollständiger Ring, ohne Spur eines äußeren Gehörgangs und nicht mit der Bulla verwachsen. Die mediale Wand der Pars tubaria wird durch das aufgeblähte Petrosum gebildet, die laterale ist noch unverknöchert. Wahrscheinlich verknöchert sie später von dem vorderen Rand des Tympanicum aus und entsteht die Bulla also auch hier aus einer Vereinigung von Petrosum und Tympanicum.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Bei *Ateles paniscus* finde ich den Can. Fallopii nicht vollständig geschlossen: hinter der Fen. ovalis ist ein Teil seiner Wand unvollständig. Das For. stylomastoideum hat die normale Lage zwischen Tympanicum und Mastoid. Etwas vor ihm ist immer ein undeutliches Grübchen sichtbar, in welchem ich vermute, daß die Spitze eines ganz mit der Umgebung verwachsenen Tympanohyale liegt. Bei dem Fötus von *Cebus* ist dieses noch deutlich und hat die Gestalt eines kurzen, zwischen Bulla und Annulus gelegenen Knochenstäbchens.

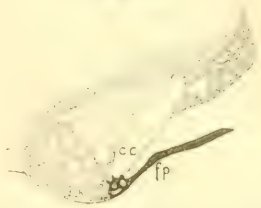
Cercopithecidae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Die Bulla (Fig. 93) stimmt in Gestalt mit der der *Cebidae* überein. Nur ist sie vielleicht im großen ganzen etwas weniger aufgebläht, aber es ist nicht möglich hierin einen so scharfen Unterschied zwischen Affen der alten und denjenigen der neuen Welt zu machen, wie FLOWER (1885) es tut, indem er schreibt: »No auditory bulla

is developed in any of the Old World Monkeys, but in all the Cebidae and Hapalidae the inferior surface of the ankylosed periotic and tympanic is somewhat inflated«: man kann auch bei den *Cercopithecidae* ganz sicher von einer Bulla sprechen. Sie geht nach außen in einen ziemlich langen äußeren Gehörgang über. Die Wand dieses letzteren ist mit dem Squamosum verwachsen, aber doch kann mit ziemlich großer Sicherheit gesagt werden, daß er rinnenförmig, also oben offen ist. Seine untere Wand ist von der Bulla ab ein wenig nach hinten und meistens auch aufwärts gerichtet; am stärksten nach hinten gerichtet, zugleich am längsten, ist sie bei *Papio*. Proximalwärts geht der Gehörgang in einen Rec. meatus über. Die Superficies meatus wird nach vorn durch den Proc. postglenoideus begrenzt, nach hinten wahrscheinlich durch Mastoid und Proc. posttympanicus.

Fig. 93.



Cercocebus, Frontalschnitt. *c.c.* Can. caroticus; *f.p.* For. pneumaticum.

Übrigens weicht die Umgebung der Bulla nur in untergeordneten Punkten von den Affen der neuen Welt ab. Das For. lacerum ant. fehlt auch hier. Das For. caroticum post. ist weit. Zuweilen liegt es medial von einer kurzen und niedrigen, ungefähr sagittalen Leiste, welche auf der Grenze des hinteren Teils von Bulla und Boden des äußeren Gehörgangs liegt, einer ersten Andeutung der Crista petrosa. Bei *Macacus* ist diese zuweilen sehr deutlich. Das For. ovale ist hinten nicht durch das Alisphenoid geschlossen und also nicht von der Bullawand getrennt. Der Proc. styliformis ist meistens nichts als ein kurzer, stumpf abgerundeter Höcker. Die Aufblähung des Squamosum und besonders des Mastoid ist in der Regel sehr deutlich, aber ein frei hervorragender Proc. mastoideus ist nie vorhanden.

Die Paukenhöhle.

Die Paukenhöhle beschreibe ich hauptsächlich nach einem Schädel von *Cercocebus collaris* Gray. Sie stimmt hier in der Hauptsache mit *Cercopithecus mona*, *Macacus nemestrinus* und *Papio hamadryas* überein, soweit sich aus der Beschreibung, welche Berg nach Corrosionspräparaten dieser Arten gibt, schließen läßt.

Die eigentliche Paukenhöhle mit dem Rec. epitympanicus hat essentiell dieselbe Gestalt wie bei den *Cebidae*, ist aber noch etwas mehr seitwärts abgeplattet. Nach vorn geht sie in die Pars tubaria

über, welche ungefähr von zylindrischer Gestalt ist und nicht deutlicher als bei *Ateles* durch das Septum tubae in zwei Abteilungen geteilt. Bei einigen *Cercopithecidae* ist diese Pars tubaria sehr verengert und erinnert dadurch schon stark an den Can. musculo-tubarius der *Anthropomorphen.*

Die Nebenhöhlen sind ausgedehnter als bei den *Cebidae.*

Die Höhle der Bulla ist, besonders nach der Peripherie zu, feinzellig: die Zellen sind viel kleiner als bei den *Platyrrhinae* (Fig. 93). Nach Hyrtl (1845) sind sie jedoch bei *Papio maimon* und *leucophaeus* größer als bei den übrigen. Sie kommunizieren mit der Paukenhöhle direkt nur durch einige kleine Öffnungen, welche gleich vor dem Can. caroticus die mediale Wand der Paukenhöhle durchbohren, ungefähr da, wo diese in den Can. musculo-tubarius übergeht und unter dem Septum tubae. In der Lage stimmen diese Öffnungen also ganz mit der größeren Öffnung bei *Ateles* überein. Die Teilung des For. pneumaticum in einige kleinere Öffnungen wird ausschließlich dadurch verursacht, daß die Ränder einiger der zahlreichen Knochenplättchen, mit welchen die Nebenhöhle ausgefüllt ist, in die Öffnung hervorragen. Die Cellulae petrosae selbst füllen die ganze Bulla und sind auch von der Gehirnhöhle nur durch eine dünne Lage Compacta getrennt. Sie erstrecken sich nach hinten medial und lateral von dem For. caroticum, lateral jedoch nur mit einem schmalen Ausläufer in der Crista petrosa, so daß das For. caroticum fast unmittelbar innerhalb der Ebene des Trommelfells liegt. Dagegen setzen sie sich unter dem Can. musculo-tubarius nach außen fort bis in dessen laterale Wand und in den Proc. styliformis, die beide durch sie aufgebläht sind.

Die Öffnung, welche zu den Cellulae mastoideae Zutritt gibt, liegt an der gewöhnlichen Stelle in der hinteren, oberen Wand des Rec. epitympanicus. Sie ist sehr weit und trennt dadurch den Recessus nicht scharf von den Cellulae. Wie beim Menschen gibt das For. pneumaticum Zutritt zu einer geräumigen Höhle, dem Antrum mastoideum, welche ihrerseits erst durch kleinere Öffnungen zu den übrigen Cellulae Zutritt gibt. Diese sind ungefähr ebenso groß wie die Cellulae petrosae. Die Cellulae im Squamosum und die im Mastoid sind vollständig oder wenigstens fast vollständig voneinander getrennt.

Außer diesen großen Öffnungen gibt es nun jedoch in dem mehr nach vorn gelegenen Teile des Daches des Recessus eine Anzahl viel kleinerer Öffnungen, welche gleichfalls zu Cellulae Zutritt

geben, welche das Tegmen tympani auffüllen. Auch in der hinteren Wand der Paukenhöhle findet man solche Öffnungen. Durch alle diese Cellulae wird das Tegmen tympani, das Mastoid und ein Teil des Squamosum gefüllt. Diese Teile sind alle infolge dessen etwas aufgebläht; die Aufblähung des Squamosum setzt sich nach vorn bis zur Basis des Proc. zygomaticus fort, so daß sich auch die Cellulae wahrscheinlich bis hierhin erstrecken. Dies letztere ist nach Berg in der Tat der Fall bei *Cercopithecus mona*, während dagegen bei *Papio hamadryas* die Höhlen nur bis etwas vor den äußeren Gehörgang reichen. Zu urteilen nach der zuweilen vorkommenden Aufblähung der unteren Wand des Gehörganges, kann sich bei einigen *Cercopithecidae* die Pneumatisierung auch bis in diese ausbreiten.

Ob nun alle diese Cellulae aus den verschiedenen Teilen des Schläfenbeines unmittelbar (ohne Zwischenkunft der Paukenhöhle) miteinander zusammenhängen oder ob es zwei oder mehr getrennte Systeme gibt wie bei den *Platyrrhinae*, ist wegen der Feinheit der Zellen sehr schwer zu entscheiden: ich kann denn auch nur als Vermutung angeben, daß auch bei den *Cercopithecidae* zwei (oder vielleicht selbst mehr) nicht miteinander zusammenhängende Systeme vorhanden sind.

Der Canalis caroticus.

Die Lage des weiten For. caroticum post. ist dieselbe wie bei den *Cebidae* Regel ist, und es schaut ebenfalls in der Hauptsache nach unten. Auch im übrigen stimmt (bei *Cercocebus collaris*) der Kanal so vollkommen mit dem der *Cebidae* überein, daß ich mich darauf beschränken kann, auf die dort gegebene Beschreibung hinzuweisen. Der erstere, mehr vertikale Abschnitt des Kanals bildet mit dem übrigen Teile einen Winkel von 110° bei *Cercopithecus mona*, von 80° bei *Macacus nemestrinus* (Berg).

Bei den durch Tandler (1899) untersuchten *Papio hamadryas* und *porcarius* und *Semnopithecus entellus* fehlt nach seiner Beschreibung die Art. stapedia, so weit sie durch die Paukenhöhle verläuft; nur bei dem letztgenannten fand er noch einen schwachen Zweig, welcher von der Art. meningea media (innerhalb der Schädelhöhle) aus durch das Tegmen tympani in die Paukenhöhle eindringt und also ein Teil des Ramus sup. art. stapediae ist. Eine fast capillare Art. stapedia fand Hyrtl (1845) jedoch bei *Macacus inuus* L. (»*Inuus sylvanus*«).

Zusammensetzung der Bulla.

Die Zusammensetzung der Bulla ist unzweifelhaft dieselbe wie bei den amerikanischen Affen. Bei einem neugeborenen *Macacus cynomolgus* ist das Tympanicum schon verbreitert und mit der Bulla verwachsen; die Gestalt der letzteren stimmt großenteils mit der oben für einen *Cebus*-Fötus beschriebenen überein; das For. caroticum liegt zwischen Bulla und Petrosum selbst; Cellulae petrosae und mastoideae sind vollkommen getrennt; das For. pneumaticum der ersteren ist noch einfach.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Der Can. facialis ist ganz geschlossen. Im Gegensatze zu den *Platyrrhinae* finde ich bei *Cercocebus collaris* einen sehr deutlichen Knochenstab, welcher nur als Tympanohyale zu betrachten ist. Er ist sehr dünn und gebogen und liegt ganz innerhalb der Paukenhöhle. Seine Basis ist an der gewöhnlichen Stelle, also lateral von dem Can. Fallopii, hinter dem Rec. epitympanicus mit dem Tegmen tympani verbunden. Von da ab verläuft der Stab frei durch die Paukenhöhle, aber ist mit seiner Spitze wieder mit der Wand dieser Höhle verwachsen, gleich nach innen vom Margo sulci. Bei *Macacus cynomolgus* ist derselbe Knochenstab zwar vorhanden, aber über seine ganze Länge mit der hinteren Wand der Paukenhöhle verwachsen. Der Zustand bei *Cercocebus* ist also vielleicht nur eine zufällige Abweichung, aber beweist jedenfalls, daß bei den *Cercopithecidae* ein Tympanohyale vorhanden ist.

Die Spitze des Tympanohyale ist sichtbar in einem kleinen Grübchen nach innen von dem, an der gewöhnlichen Stelle, also zwischen Mastoid und Basis des Gehörganges, gelegenen For. stylomastoideum. Zuweilen ist an derselben Stelle ein kurzes, nach vorn und unten gerichtetes Fortsätzchen mit dem Schädel verwachsen (ich finde es z. B. bei Schädeln von *Macacus cynomolgus*, *Cercopithecus cynosurus* und *talapoin*, *Cercocebus fuliginosus*, *Papio sphinx*, während es bei andern Schädeln derselben Arten fehlen kann); es ragt frei hervor oder liegt in seiner ganzen Länge der Bulla an, nach innen von der Crista petrosa. Dieses Knöchelchen kann nichts andres sein als ein Stylohyale, das hier also wie beim Menschen (und auch, wie hier, nicht konstant) mit dem Schädel verwachsen ist und einen Proc. styloideus bildet, während das (viel dünnere) Tympanohyale durch die Paukenhöhle eingeschlossen wird und also nicht frei hervorragt.

Hylobatidae, Anthropomorphae.

Tympanicum und Bulla ossea.

Äußerlich unterscheiden sich die Wand der Paukenhöhle und der knöcherne Gehörgang wenig von denjenigen der *Cercopithecidae*. Der wichtigste Unterschied und zugleich ein Übergang zum Menschen ist, daß die Bulla ossea weniger aufgebläht ist. Nur die kleineren *Hylobates*-Arten (*leuciscus* Schreb., *lar* L.) zeigen in dieser Hinsicht mehr Ähnlichkeit mit den *Cercopithecidae* und haben noch eine deutliche Bulla, bei den übrigen Genera und bei *H. syndactylus* Desm. ist die untere Fläche des Petrosum flach und rauh (dieser Unterschied zwischen den Arten von *Hylobates* untereinander ist auch durch Giebel, 1880, erwähnt). Bei jungen Schädeln ist jedoch die Aufblähung relativ stärker als bei alten.

Bei *Gorilla* hat der tympanale Gehörgang zuweilen fast die Form einer geschlossenen Röhre. Denker (1899) beschreibt sie selbst als ganz geschlossen: »Das Dach des knöchernen Gehörgangs gehört also nicht allein dem horizontalen Teil der Schuppe an, sondern es besteht in seinem lateral gelegenen Teil aus einem dünnen, 2—3 mm breiten, dem Os tympanicum angehörigen Knochenring, der innig verbunden mit dem darüber gelegenen Schuppenteil, gewissermaßen in denselben eingelassen ist. Er grenzt sich nach innen zu durch eine Sutur von dem Os squamosum ab. Bei den übrigen ist der Gehörgang rinnenförmig, wie bei niederen Affen und beim Menschen. *Hylobates* weicht darin von den *Anthropomorphen*, aber auch von den *Cercopithecidae* ab, daß sein knöcherner Gehörgang ein wenig nach vorn statt nach hinten gerichtet ist.

Infolge der geringeren Aufblähung der Wand der Paukenhöhle wird eine Crista petrosa gebildet. Wie aus der Entwicklungsgeschichte beim Menschen hervorgeht, ist diese Leiste der Rand, längs welchem das Tympanicum mit dem Petrosum verwachsen ist. Sie verläuft also ungefähr vom For. stylomastoideum lateral von dem For. caroticum post. nach dem Orificium tubae; hier endet sie mit einem sehr deutlichen Proc. styliformis. Bei *Hylobates lar* ist dieser Fortsatz stumpf und dick; am besten entwickelt ist er bei *Anthropopithecus* und *Gorilla*. Bei diesen beiden ist auch die Crista selbst am deutlichsten, während sie bei *Hylobates* noch fehlt oder wenig entwickelt ist.

Zugleich mit der Reduktion der Bulla nimmt die Aufblähung des Mastoid und des hinteren Abschnittes des Squamosum zu und

zugleich wird, außer bei *Hylobates*, ein kurzer, höckerförmiger Proc. mastoideus gebildet, welcher jedoch immer viel schwächer bleibt als es beim Menschen der Fall ist.

Das For. lacerum ant. ist höchstens bis auf einen sehr schmalen Spalt durch das Petrosum geschlossen und das For. ovale wird ringsum durch das Alisphenoid umgeben.

Die Paukenhöhle.

Die Paukenhöhle selbst nebst dem Can. musculo-tubarius haben, wenigstens beim *Gorilla*, wie aus Denkers Beschreibung und Abbildungen (1899) hervorgeht, ungefähr dieselbe Gestalt und Wände wie die der *Cercopithecidae* und auch die des Menschen.

Die Cellulae pneumaticae des Gorillas unterscheiden sich nach derselben Beschreibung von denen des Menschen namentlich durch größere Ausbreitung. Sie verbreiten sich in dem ganzen Mastoid und dem Proc. mastoideus, in der unteren Wand des Petrosum bis zur Spitze der Pyramide, in dem Tegmen tympani, in dem größten Teile des Squamosum und selbst in der unteren Wand des äußeren Gehörganges. Die Zellen des Mastoid strahlen von dem Antrum mastoideum radiär nach der Peripherie hin aus. »Die lufthaltigen Zellen der inneren Fläche der Pars mastoidea und des Sulcus transversus gehen nach innen und vorn unter einem stumpfen Winkel über in die pneumatischen Räume der hinteren Pyramidenwand. Die letzteren machen nach innen zu nicht wie beim menschlichen Schläfenbein Halt an dem hinteren halbzirkelförmigen Kanal und dem Aquaeductus vestibuli, sondern überdachen den ersteren und setzen sich nach innen und vorn von dem Meatus auditorius internus bis zur Spitze der Pyramide fort; sie grenzen in ihrem vorderen Teil an die innere Wand des Canalis caroticus. Nur die nächste Umgebung des inneren Gehörgangs besteht aus einer Schicht festen, kompakten Knochens« (l. c., S. 17). Auch die Tuba ossea ist durch Zellen umgeben, »die miteinander in Verbindung stehen und außerdem mit der Paukenhöhle, den den Canalis caroticus umgebenden Zellen und den Zellen am Boden des Gehörganges communizieren« (l. c., S. 8).

Eine Trennung zwischen Cellulae petrosae und mastoideae besteht also nach dieser Beschreibung nicht mehr. Indessen beschreibt Denker eine Kommunikation der Cellulae mit der Paukenhöhle an derselben Stelle, wo bei den niederen Affen das For. pneumaticum der Cellulae petrosae liegt: zwischen dem Carotiskanal und der lateralen Wand der Paukenhöhle »bleibt ein 1—2 mm breiter Spalt als

einziges Überbleibsel der vorderen Paukenhöhlenwand. In derselben befinden sich zwei größere und zwei kleinere Öffnungen, welche die direkte Communikation der Paukenhöhle mit den äußeren und unteren Tubenzellen vermitteln. Nach innen von der medialen oberen Wand des Ostium tympanicum tubae sieht man ebenfalls ein Loch, welches zu den Cellulae tubariae mediales führt; dasselbe trennt diesen Teil des tympanalen Tubenendes von dem Carotiskanal und der Paukenhöhle.« Es scheint mir darum am wahrscheinlichsten, daß die Cellulae auch hier sich noch von den beiden selben Punkten aus entwickeln wie bei den niederen Affen, aber daß sie durch ihre größere Ausbreitung sekundär miteinander in Berührung gekommen sind. Auch durch mehrere kleine Öffnungen in dem Tegmen tympani und dem Boden der Paukenhöhle kommunizieren die pneumatischen Zellen mit der Paukenhöhle.

Bei Orang-Utan, Chimpanse und Gibbon sollten nach Hyrtl (1845) die Cellulae petrosae fehlen. Für den Orang-Utan werden sie jedoch durch Berg (1903) beschrieben und abgebildet, wiewohl sie hier weniger entwickelt zu sein scheinen als bei *Gorilla*. Auch darin unterscheidet sich der Orang-Utan nach Berg, daß die Zellen des Schläfenbeines großenteils noch durch eine Schicht Spongiosa bedeckt sind, wie beim Menschen; die Pneumatisation ist hier also weniger vollständig. Auch hier steht ein Teil der Cellulae mit der Tuba in Verbindung. Übrigens ist, nach Bergs Beschreibung zu urteilen, bei Orang-Utan und Chimpanse die Ausbreitung der Cellulae in der Hauptsache gleich der des Gorillas.

Der Canalis caroticus.

Das For. caroticum post. liegt an der gewöhnlichen Stelle, aber ist schon bei *Hylobates* viel weiter als bei den niederen Affen je der Fall ist. Bei den kleinen *Hylobates*-Arten und in geringerem Maße auch bei *H. syndactylus* und *Simia satyrus* ist es nach hinten gerichtet, während es bei den beiden andern Genera, wie beim Menschen, nach unten schaut. Der Kanal hat denselben Verlauf wie bei niederen Affen. Seine beiden Teile bilden bei *Simia* und *Gorilla* einen Winkel von 80° miteinander (Berg). Dieser Winkel ist kleiner als bei den niederen Affen Regel ist, so daß deutlicher als bei diesen, aber in derselben Weise wie beim Menschen, ein vertikaler und ein horizontaler Schenkel zu unterscheiden sind.

Zusammensetzung der Bulla.

Namentlich mit Rücksicht auf die große Übereinstimmung mit dem Menschen ist die Wand der Paukenhöhle unzweifelhaft wie hier zusammengesetzt: nur der äußere Gehörgang und die laterale Wand des Can. musculo-tubarius mit dem Proc. styliformis werden also wahrscheinlich durch das Tympanicum gebildet.

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das For. stylomastoideum liegt an derselben Stelle wie bei den *Cercopithecidae*. Medial davon (*Hylobates*) oder etwas mehr nach vorn liegt eine zweite Öffnung, welche den Zungenbeinbogen durchläßt; sie ist jedoch außer bei dem Orang-Utan nicht durch die Spitze des Tympanohyale geschlossen; dieses ist also entweder nicht verknöchert, oder wahrscheinlicher sehr kurz. Von dem vorderen Rande dieser Öffnung aus verläuft bei *Simia*, *Gorilla* und *Anthropopithecus* eine vertikale Rinne in dem Tympanicum, begrenzt durch die Crista petrosa und durch den scharfen unteren Rand des äußeren Gehörganges; sie ist die erste Anlage der beim Menschen mehr entwickelten Vagina für das craniale Ende des Proc. styloideus und nimmt denn auch bei dem Orang-Utan, dem einzigen der *Anthropomorphen*, wo ein Proc. styloideus vorkommt, diesen in sich auf. Der Proc. styloideus des Orang-Utan wurde schon von Köstlin, Hyrtl u. a. erwähnt: er ist jedoch nicht immer vorhanden: ich habe ihn nur bei einem Schädel beobachtet, wo er an beiden Seiten gefunden wird und nicht sehr lang ist, so daß er nicht unter der Crista petrosa hervorragt.

Zusammenfassung.

Die *Simiae* schließen sich eng an die *Prosimiae* an, wiewohl sie zu keiner Familie dieser Ordnung mehr im besonderen Annäherung zeigen.

Die Wand der Paukenhöhle wird, wie bei allen *Prosimiae*, durch eine Lamelle des Petrosum gebildet, welche sich später blasenförmig aufbläht und mit dem Tympanicum verwächst. Diese Lamelle muß natürlich von der entsprechenden der *Prosimiae* abgeleitet werden und rührt also, ebenso wie diese, ursprünglich wahrscheinlich von einem Entotympanicum her.

Die Höhle der Bulla wird durch Aushöhlung der Pars petrosa selbst vergrößert, ist aber (als erster Unterschied mit den *Prosimiae*) immer feinzellig. Dadurch ist die Bullawand im erwachsenen

Zustande nicht so deutlich von der eigentlichen Pars petrosa getrennt wie es bei den *Prosimiae* der Fall ist und wird denn auch gewöhnlich kurzweg als aufgeblähtes Petrosum betrachtet; so spricht z. B. Hagenbach bei *Hapale* von einer der Paukenkapsel ähnlichen Erhabenheit, während *Lemur* eine deutlich ausgewirkte Paukenkapsel hat. Aus der Entwicklung geht jedoch hervor, daß der Unterschied sekundär ist: die erste Anlage ist bei *Prosimiae* und *Simiae* dieselbe. Der Unterschied im erwachsenen Zustande ist nicht größer als der zwischen der hohlen und der zelligen Bulla der *Artiodactyla*.

Mehrere Eigentümlichkeiten der Paukenhöhlenwand der *Simiae* stehen im Zusammenhange mit dem Verlaufe und dem Volumen der Carotis interna. Diese läuft, wie bei den meisten Halbaffen, durch die Paukenhöhle in einem Knochenkanale längs dem Promontorium. Das For. caroticum post. ist etwas nach vorn verlagert, was in derselben Weise wie bei *Tarsius* durch die Verschiebung des For. magnum nach vorn erklärt werden kann. Die Verschiebung ist jedoch nie so stark wie bei *Tarsius*: das Foramen liegt nie in der Höhe der vorderen Randes des Trommelfells, wie es hier der Fall ist, und weicht in einigen Fällen (*Mycetes*) selbst nicht nennenswert von der ursprünglichen Stelle, ganz hinten in der Wand der Paukenhöhle, ab.

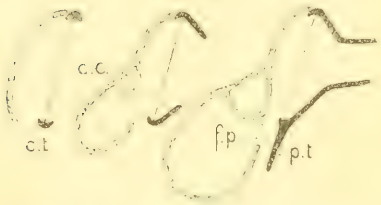
Der Zustand von *Tarsius* und der der *Simiae* ist nicht ganz zu vergleichen: während beim ersteren die Verschiebung des For. caroticum zwischen Bulla und Tympanicum (also lateral von der Bulla) stattgefunden haben muß, ist es bei den *Simiae* zwischen Bulla und Pars petrosa (also medial von der Bulla) geschehen: diese Tatsache geht hauptsächlich aus der Lage des For. caroticum bei jungen Tieren hervor, während sie im erwachsenen Zustande weniger deutlich geworden ist und nur noch daraus erhellt, daß die Öffnung meistens durch Cellulae der Bulla von dem Rande des Tympanicum getrennt ist, welchem sie bei *Tarsius* unmittelbar anliegt. Die Übereinstimmung, welche die *Simiae* hierin mit *Tarsius* aufweisen, ist also nicht eine Folge der Verwandtschaft: der Zustand ist bei beiden unabhängig durch gleiche Ursachen entstanden.

Schon infolge dieser Verschiebung des Carotiskanals wird die Kommunikation zwischen der eigentlichen Paukenhöhle und der Bullahöhle verengert und auf den vorderen Teil der Paukenhöhle beschränkt. Auch die Ausbreitung der Bulla nach vorn hängt damit zusammen. Beide Eigenschaften stimmen wieder mit *Tarsius* überein: bei den *Simiae* sind sie jedoch mehr noch als von der Ver-

lagerung der Carotis eine Folge ihrer Zunahme an Volumen (siehe Fig. 91). Da diese wieder durch die Vergrößerung des Gehirns verursacht wird, ist es diese letztere, welche indirekt die erwähnten Modifikationen zur Folge hat.

Durch diese Erweiterung der Carotis und also auch des Carotiskanals wird das For. pneumaticum auf eine kleine Öffnung beschränkt und die ganze Höhle, wie bei *Tarsius*, fast vollständig in zwei Abteilungen geteilt, den in Zellen geteilten Sinus hypotympanicus (»Cellulae petrosae« von Hyrtl) und die eigentliche Paukenhöhle. Die letztere ist nur bei den *Hapalidae* auch selbst noch ein wenig durch Aushöhlung ihrer Wand erweitert, bei den übrigen *Simiae* hat sie fast die abgeplattete Gestalt der ursprünglichen primären Paukenhöhle erhalten. Ihre ventrale Wand wird hinten durch die Bulla gebildet, mehr nach vorn durch den weiten Can. caroticus und unmittelbar davor folgt das For. pneumaticum (Fig. 94).

Fig. 94.



Schemata für die Entwicklung der Bulla bei den *Simiae* in Horizontal-schnitten. Die Teilung der Höhle in Cellulae ist nicht angegeben. *c.c.* Can. caroticus; *f.p.* For. pneumaticum; *o.t.* Orific. tubae; *p.t.* Pars tubaria der Paukenhöhle.

Durch den Can. caroticus ist dieses For. pneumaticum bis nach vorn von dem Trommelfell verschoben und würde dadurch außerhalb der Paukenhöhle zu liegen gekommen sein (s. Fig. 94), wenn nicht das Tympanicum eine vorwärts gerichtete Lamelle gebildet hätte, welche an dieser Stelle eine Seitenwand für die Paukenhöhle bildet. Diese Beteiligung des Tympanicum an der Wand der Paukenhöhle ist ein neuer Unterschied mit den *Prosimiae*.

Durch diese Änderungen ist eine vordere Abteilung der Paukenhöhle entstanden, eine Pars tubaria, welche nach außen durch das Tympanicum begrenzt wird, nach innen durch die Wand des Carotiskanals und durch das For. pneumaticum, nach oben durch das Tegmen tympani, und welches nach vorn mit dem Ostium tymp. tubae endet. Bei den meisten Affen ist sie eine deutliche Abteilung der Paukenhöhle, bei einem Teile der *Cercopithecidae* und bei den *Anthropomorphen* und dem Menschen ist sie kanalförmig verengert und bildet dann den Canalis musculo-tubarius. Sie wird gewöhnlich durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei übereinanderliegende Kanäle geteilt, von welchen der obere als »Semicanalis

musc. tensoris tymp. für den Tensor tymp. bestimmt ist, während der untere als »Semicanalis tubae« die Pars ossea der Tuba auditiva vorstellt. Das was man beim Menschen und den höhern Affen Ostium tymp. tubae nennt, ist also nicht dasselbe wie das Ostium tymp. tubae der niederen *Simiae*, sondern stimmt bei diesen überein mit der Kommunikation zwischen der Pars tubaria und der übrigen Paukenhöhle.

Bei allen Affen ist die Spitze der Pars petrosa ganz mit den Cellulae petrosae gefüllt. Diese bilden eine Bulla, welche das For. lacerum ant. abschließt und also auch das For. caroticum ant. dem Auge entzieht. Bei den *Hapalidae*, *Cebidae* und *Cercopithecidae* ist die Bulla deutlich, wiewohl nicht groß; bei den *Anthropomorphen* ist sie im Abnehmen begriffen und beim Menschen ist keine Spur mehr von ihr zu erkennen. Als letzter Rest der Cellulae petrosae müssen hier wahrscheinlich die Cellulae tubariae betrachtet werden, welche nach Siebenmanns Beschreibung (1898) den Can. caroticus noch zum Teil umgeben können.

Neben den Cellulae petrosae sind immer Cellulae mastoideae entwickelt. Sie kommunizieren wie bei den *Prosimiae* durch das For. pneumaticum mit dem Rec. epitympanicus. Bei den Affen der neuen Welt sind beide Kategorien der Cellulae voneinander getrennt: Hyrtls Angabe, daß sie bei allen Affen miteinander zusammenhängen, ist also in ihrer Allgemeinheit unrichtig. Bei den Affen der alten Welt ist es vielleicht wohl der Fall, aber dann mutmaßlich immer sekundär, indem die Cellulae infolge ihrer größeren Ausbreitung miteinander in Berührung kommen.

Als Ursache der Reduktion der Bulla beim Menschen kommt an erster Stelle der Carotiskanal in Betracht, welcher hier am weitesten ist, wodurch das For. pneumaticum der Cellulae petrosae noch mehr als bei den Affen verkleinert werden muß. An zweiter Stelle kann auch die Entstehung des Proc. mastoideus eine Rolle gespielt haben, wodurch die Mastoidhöhlen Gelegenheit bekamen, sich stärker auszubreiten, als Äquivalenz der Reduktion der Cellulae petrosae. Hiermit ist in Übereinstimmung, daß ein schwacher Proc. mastoideus schon bei den *Anthropomorphen* mit reduzierter Bulla gefunden wird (nicht bei *Hylobates*, wo die Größe der Bulla, außer bei *H. syndactylus*, noch wenig bei der der niederen Affen zurückbleibt).

Da der Proc. mastoideus selbst seine Entstehung der Verstärkung der Nackenmuskeln zu danken hat, die wieder eine Folge des aufgerichteten Standes des Körpers ist, wirkt dieser letztere auf zwei

Arten durch Verschiebung des Can. caroticus und durch die Bildung des Proc. mastoideus) indirekt auf die Paukenhöhle ein.

Bei der Reduktion der Bulla wird der untere Rand des Annulus tympanicus frei und bildet eine erhabene Leiste, die Crista petrosa: einen ersten Anfang findet man schon bei *Cercopithecidae*. Nach vorn endet sie mit einem meistens kurzen und stumpfen Proc. styliformis.

Eine andre Folge der Abnahme der Bulla, jedoch nur beim Menschen, ist, daß das For. lacerum ant. frei wird; das erklärt zugleich, daß nur beim Menschen die craniale Öffnung des Carotiskanals äußerlich sichtbar ist. Durch den Verlauf der Carotis nähern sich die *Simiae* nicht, wie TANDLER meint, den *Lorisidae*, sondern dagegen mehr den *Lemuridae* und *Tarsius*. Nur der Mensch unterscheidet sich, wie HYRTL bemerkt, dadurch, daß die Carotis nicht innerhalb der Paukenhöhle, sondern vor derselben liegt. Das ist natürlich sekundär entstanden und hängt mit der Reduktion der Cellulae petrosae zusammen: bei den Affen verläuft der Carotiskanal längs dem Promontorium zwischen diesen Cellulae und der eigentlichen Paukenhöhle (vgl. Fig. 94): mit der Reduktion der Cellulae wird also die mediale Wand frei und grenzt der Kanal nur noch mehr lateralwärts an die Paukenhöhle.

Von den *Prosimiae* sind die *Simiae* auch im allgemeinen durch die Reduktion der Art. stapedia verschieden. Reste davon kommen jedoch bisweilen noch vor: hierzu gehören vielleicht die Art. tympanica (TANDLER) und die Art. stylomastoidea des Menschen; ZUCKERKANDL (1873[b]) beschreibt selbst einen konstanten Nebenzweig dieser letzteren Arterie, welcher den Stapes durchbohrt.

Das Alisphenoid erstreckt sich nicht bis innerhalb der Paukenhöhle; es ist hier durch das Tegmen tympani ersetzt.

Während also in allem, was sich auf die Wand der Paukenhöhle selbst und ihre Nebenhöhlen bezieht, die *Simiae* untereinander nur graduelle Unterschiede zeigen, sind der äußere Gehörgang der Affen der alten Welt einerseits und der der neuen und des Menschen anderseits scharf voneinander getrennt. Bei beiden wird er (außer durch die Superficies meatus) durch das Tympanicum gebildet, bei den ersteren ist er jedoch äußerst kurz, bei den letzteren ist, außer einem Recessus, ein ziemlich langer zylindrischer Teil vorhanden.

Ein Tympanohyale scheint immer vorhanden zu sein, aber ist meistens durch Verwachsung undeutlich; nur seine Spitze ist dann nahe dem For. stylomastoideum in einem kleinen Grübchen sichtbar.

Das Stylohyale ist nach Flower (1885) sehr selten verknöchert. Wenn dies aber doch der Fall ist, ist es dünn und kurz und zuweilen, jedoch wie es scheint immer individuell variierend, mit dem Tympanohyale und dadurch mit dem Schädel verwachsen; es bildet dann einen Proc. styloideus. Dieser Fortsatz scheint nur bei einigen *Cercopithecidae*, bei dem Orang-Utan und am meisten entwickelt beim Menschen vorzukommen; daß er hier zwei Verknöcherungspunkte besitzt (Tympano- und Stylohyale) ist durch Flower gezeigt worden; bei der Geburt ist nur das Tympanohyale verknöchert; erst später tritt der Knochenkern für das Stylohyale auf[1].

Allgemeine Zusammenfassung.

Wie ich schon in dem »Allgemeinen Teile« (S. 357) auseinandergesetzt habe, muß das Tympanicum der Säugetiere ursprünglich ein schmaler, oben unvollständiger Ring gewesen sein, welcher eine fast horizontale Lage hatte und dessen ventraler Rand dem Schädel dicht anlag. Eine ventrale Wand der Paukenhöhle fehlte demnach so gut wie ganz und war noch ausschließlich häutig. *Ornithorhynchus* hat in dieser Hinsicht den ursprünglichen Zustand noch vollständig bewahrt.

Bei der Verbreiterung der ventralen Wand infolge der Aufrichtung des Trommelfells verknöchert sie anfänglich von den umgebenden Knochen (Petrosum, Sphenoid, Squamosum) aus. Ein erster Anfang dieses Zustandes wird schon bei *Echidna* gefunden, aber eine große Rolle spielt er erst bei den *Marsupialia* und den *Insectivora*. Besonders das Sphenoid tritt hierbei in den Vordergrund, und zwar das Alisphenoid bei den *Marsupialiern*, das Basisphenoid bei den *Insectivoren*.

Schon bei den *Menotyphlen Insectivoren* werden diese Knochen ersetzt durch eine selbständige Verknöcherung der Wand der Paukenhöhle, ein Entotympanicum, das, wenig entwickelt, wahrscheinlich auch schon bei den *Marsupialia* vorkommt. Es erreicht dann, außer bei den *Menotyphla*, eine hohe Entwicklung bei den *Xenarthra*, den *Chiroptera*

[1] Nach Broman (1899) soll beim Menschen das Intercalare (Laterohyale) sich nicht an der Bildung des Proc. styloideus beteiligen; das Tympanohyale sollte also nicht, wenigstens nicht an der ursprünglichen Stelle, mit dem Petrosum verwachsen. Jedenfalls ist dies, wie aus dem Zustande der *Cercopithecidae* ersichtlich ist (s. S. 692), nicht für die Affen, wenigstens nicht für alle, gültig.

und einem Teil der *Carnivora* und *Ungulata*, Reste desselben kommen zuweilen noch bei *Manis* vor.

Von hier aus entwickeln sich zwei verschiedene Zustände: das Entotympanicum wird durch das Tympanicum oder durch das Petrosum ersetzt.

Das erstere geschieht bei den *Manidae*, den *Galeopithecidae* und namentlich bei den *Carnivora*, den *Rodentia*, den *Ungulata* und den *Cetacea*. Das Petrosum dagegen (wenigstens scheinbar: vgl. S. 366) bekommt die Oberhand in der Reihe der *Prosimiae und Simiae*.

Wiederholt ist auch im Laufe der Entwicklung der Säugetiere eine Reduktion aufgetreten, wobei die Verknöcherungen in der Wand der Paukenhöhle wieder ganz oder teilweise verloren gingen. Das erstere hat bei den *Soricidae* unter den *Insectivoren*, bei *Orycteropus* und bei den *Sirenia* stattgefunden, wo also die Wand wieder ausschließlich membranös geworden ist.

Schon ehe das Tympanicum durch Verbreiterung an seinem medialen Rande anfing die Wand der Paukenhöhle zu bilden, ließ es durch Verbreiterung nach außen hin einen äußeren Gehörgang entstehen. Hierdurch verliert es also in der Regel auch bei den Säugetieren, wo die Wand der Paukenhöhle durch andre Knochen gebildet wird, seine ursprüngliche Annulus-Gestalt, welche denn auch nur relativ selten (*Monotremata*: *Didelphyidae*: *Soricidae* und *Tupajidae*: *Pteropus*; viele *Xenarthra*; *Orycteropus*; *Sirenia*; *Lemuridae* und *Chiromyidae*) ganz rein erhalten bleibt. Der Gehörgang zeigt vielerlei Variationen, für deren Vorkommen keine festen Regeln zu geben sind. Meistens ist sie rinnenförmig und wird nach oben durch die Superficies meatus des Squamosum geschlossen. Selten wird sie durch andre Knochen gebildet und zwar durch das Entotympanicum (*Tupajidae*) oder das Petrosum (*Lemuridae*).

Die ventrale Wand der Paukenhöhle kann sich zu einer größeren oder kleineren Bulla aufblähen, welche eine Nebenhöhle, einen Sinus hypotympanicus, der Paukenhöhle enthält. Anderseits können vom Dache der Paukenhöhle aus die umgebenden Schädelknochen pneumatisiert werden und auf diese Weise Sinus epitympanici entstehen. Wiewohl diese Nebenhöhlen sehr variabel sind, gilt doch im allgemeinen, daß die epitympanalen bei den niederen Säugetieren am meisten entwickelt sind, die hypotympanalen bei den mehr spezialisierten. So sind die ersteren öfters stark entwickelt bei den *Marsupialia*, den *Edentata*, *Galeopitheeus*, die letzteren bei den meisten *Rodentia*, *Ungulata* und *Carnivora*. Oft sieht man auch, daß beide

einander ausschließen. So ist z. B. bei *Procavia*, dem einzigen der recenten *Ungulaten*, welcher einen gut entwickelten Sinus epitympanicus besitzt, die Bulla sehr klein: deutlich ist es auch bei den *Prosimiae* und *Simiae*, wo von den *Lemuriden* bis zum Menschen die Bulla allmählich kleiner wird, während die Sinus epitympanici sich ausdehnen. Ausnahmen sind jedoch nicht selten, so namentlich unter den *Rodentia*.

Von den Organen der Umgebung kann besonders die Carotis interna von Einfluß auf die Wand der Paukenhöhle sein. Ursprünglich scheint diese Arterie außerhalb der Paukenhöhle verlaufen zu sein, ohne mit ihrer Wand in Beziehung zu treten anders als mittels eines Nebenzweiges, der Art. stapedia, welche durch diese Höhle in den Schädel eintrat. So ist es noch bei *Ornithorhynchus* Bei *Echidna* und den *Marsupialia* ist dieser Nebenzweig im erwachsenen Zustande verloren gegangen und hat die Carotis also gar keinen Zusammenhang mit der Paukenhöhle. Anders wird dies bei den *Monodelphia*. Hier ist schon bei den *Insectivoren* außer der Art. stapedia auch die Carotis selbst in der Paukenhöhle aufgenommen und ist dies also als ein ursprünglicher Zustand zu betrachten, welcher bei den höheren Ordnungen gewöhnlich wieder verschwindet, entweder durch die Reduktion der Art. stapedia oder dadurch, daß die Carotis wieder außerhalb der Paukenhöhle bleibt (vgl. S. 382 ff.).

Ein für die Säugetiere charakteristischer Knochen ist das Tympanohyale. Wiewohl seine Existenz noch nicht überall mit Sicherheit konstatiert ist, scheint es nur sehr selten (*Marsupialier*, *Cetaceen*) ganz zu fehlen. Selbst in vielen Fällen, wo der übrige Teil des vorderen Zungenbeinhorns reduziert ist, kann das Tympanohyale noch verknöchert sein. In der Systematik brauchbare Unterschiede liefert es nicht viele.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß besonders durch die Bestandteile, aus welchen die Wand der Paukenhöhle sich zusammensetzt, große Gruppen von Säugetieren charakterisiert sein können. So kommt eine hauptsächlich durch das Alisphenoid gebildete Bulla nirgend anders vor als bei *Marsupialia*, eine aus dem Basisphenoid bestehende ausschließlich bei *Insectivora*. Es scheint mir, daß darum die Kenntnis der Wand der Paukenhöhle in vielen Fällen Anweisungen geben kann, welche für die Systematik von Nutzen sind. Bis jetzt ist hiervon nur wenig Gebrauch gemacht, so besonders für die *Carnivoren* seit der klassischen Untersuchung von Flower (1869[4]). So ist *Chiromys*, über dessen Stelle im System die Syste-

matiker, durch die Eigenschaften des Gebisses auf einen Irrweg geführt, so lange uneinig gewesen sind, durch den Bau der Paukenhöhle direkt als ein Verwandter der *Lemuriden* gekennzeichnet. Ein analoges Beispiel ist *Eupleres*, den man wegen seines Gebisses selbst zu den *Insectivoren* gebracht hat, während seine Bulla vollständig mit den *Viverridae* übereinstimmt.

Auch für die Paläontologie werden diese Eigenschaften von Nutzen sein können. So glaube ich, daß bei den großen Unterschieden, welche zwischen den *Perisso-* und den *Artiodactyla* bestehen, eine richtige Kenntnis der Bulla der ausgestorbenen *Ungulaten*-Gruppen sich als von großer Wichtigkeit herausstellen wird für die Beurteilung ihrer gegenseitigen Verwandtschaft. Von den meisten dieser und auch von andern ausgestorbenen Säugetierfamilien (z. B. *Creodonten*, *Tillodonten*) ist jedoch noch sehr wenig oder nichts bekannt und es ist zu hoffen, daß die Paläontologie hierüber bald mehr Licht verbreiten wird.

Die meisten andern Eigenschaften, wie die mehr oder weniger starke Aufblähung der Bulla, ihre innere Struktur, die Ausbreitung der Sinus epitympanici, die Länge und weitere Eigenschaften des äußeren Gehörganges sind mehr variabel und darum nur für die Systematik von kleineren Gruppen zu gebrauchen, wie es in vielen Fällen denn auch schon geschehen ist.

Die Herkunft von Tympanicum und Entotympanicum.

Aus der systematischen Beschreibung der Wand der Paukenhöhle der Säugetiere ging hervor, daß das Entotympanicum ein ziemlich oft vorkommender Bestandteil davon ist (vgl. auch S. 362 ff.). Es ist demnach nötig zu versuchen, der Herkunft dieses bis jetzt wenig bekannten Knochens nachzuspüren.

Hierbei stößt man jedoch auf die Schwierigkeit, daß über die Entwicklung des Entotympanicum noch viele dunkle Punkte bestehen, welche nur entschieden werden können durch die Untersuchung eines ausgedehnteren embryologischen Materials als worüber ich habe verfügen können. Alles was jetzt davon bekannt ist, weist jedoch meiner Meinung nach darauf hin, daß das Entotympanicum in der Klasse der Säugetiere entstanden ist und also keinen Vorläufer bei niederen Vertebraten gehabt hat. Hierfür spricht namentlich die Tatsache, daß man annehmen muß, daß die ventrale Wand der Paukenhöhle der Säugetiere bei deren Voreltern

noch nicht entwickelt gewesen ist (s. S. 337) und das Entotympanicum in seiner jetzigen Gestalt erst beim Auftreten dieser Wand entstanden sein kann. In Übereinstimmung hiermit ist, außer dem ontogenetisch immer späten Auftreten des Entotympanicum (wie der Wand der Paukenhöhle im allgemeinen), die Tatsache, daß bei den niedersten Säugetieren, den *Monotremen* und den meisten *Insectivoren*, kein Entotympanicum bekannt ist, während es auch den *Marsupialia* höchstens in geringer Entwicklung zukommt.

Ferner besteht die Schwierigkeit unter den niederen Vertebraten einen Skeletteil anzuweisen, welcher mit dem Entotympanicum zu homologisieren wäre. Wiñcza (1896) nennt den knorpeligen Annulus tympanicus der *Anuren* als vielleicht mit dem Os bullae vergleichbar; hierfür würde man jedoch ansehnliche Verschiebungen annehmen müssen, wozu mir vorläufig kein Grund zu bestehen scheint. Versluys (1898) deutet auf die Möglichkeit hin, daß das Entotympanicum (der *Carnivoren*) ein Quadratum wäre: auch hierfür ist jedoch die Lage, besonders die hinsichtlich des tubo-tympanalen Raumes, wenig günstig: das Entotympanicum liegt aboral von diesem Raume, das Quadratum oral davon. Dieselbe Schwierigkeit weist meines Erachtens die Hypothese Gaupps (1895[a]) auf, nach welcher das Entotympanicum mit dem Pterygoid von *Echidna* und der niederen Vertebraten zu vergleichen wäre. Vielleicht wäre auch an das Knöchelchen einiger *Theromorpha* zu denken, das Broom (1901, 1904) mit dem Tympanicum vergleicht und das in seiner Lage einige Übereinstimmung mit dem Entotympanicum hat, in andrer Hinsicht jedoch sehr davon abweicht.

Eine andre Frage ist, ob das Entotympanicum vielleicht als eine Abspaltung eines andern Skeletteils aus der Umgebung entstanden ist, wie das für den Knorpel des äußeren Gehörganges durch Rüge gezeigt wurde. Dafür würden dann z. B. der Zungenbeinbogen, der Knorpel der Tuba oder die Ohrkapsel in Betracht kommen. Der einzige Fall, worin die Entwicklung besser bekannt ist, nämlich *Felis* (nach den Untersuchungen von Wincza), gibt hierfür jedoch keine Anweisung.

Das Tympanicum entsteht immer als ein Deckknochen, wiewohl es sich zuweilen in den Knorpel des Entotympanicum ausbreiten zu können scheint (s. S. 354 und 366). Ich kann mich denn auch nicht vereinigen mit der in späterer Zeit besonders durch Gadow verteidigten Hypothese, welche das Quadratum mit dem Tympanicum homologisiert, und gehe aus von der Reichertschen Vorstel-

lung, welche ich als die noch immer am meisten wahrscheinliche betrachte.

Die Frage, wie in diesem Falle das Tympanicum aufzufassen sei, ist selten besprochen. Unter den Hypothesen, welche hierüber aufgestellt sind, kommen am meisten in Betracht die von Gaupp (1894) (Tympanicum = Paraquadratum) und die von Gegenbaur (1898) (Tympanicum = Quadratojugale = Praeoperculum[1]), wobei sich auch Fürbringer (1904) anschließt. Beide Theorien unterscheiden sich in der Hauptsache nur durch die verschiedene Auffassung über die Homologien der Deckknochen der Temporalgegend.

Ein Bedenken gegen Gaupps Hypothese ist darin gelegen, daß das Paraquadratum bei den Säugetieren seine meist charakteristische Eigenschaft, die Verbindung mit dem Quadratum (dem Incus) verloren haben würde. Broman hat gezeigt, daß das Tympanicum beim Menschen entsteht als ein Knochenplättchen in dem durch Meckelschen Knorpel und Malleus gebildeten Winkel (Fig. 95); erst später wächst es längs dem Rande des Trommelfells aus. Gaupp sucht die Ursachen der Verschiebung in der Beziehung, welche besteht zwischen dem Tympanicum und der Paukenhöhle und dem Trommelfell, was sein Liegenbleiben auf der alten Stelle erklärt, während das Quadratum selbst nach hinten in den Bereich des Ohres kam. Diese Verschiebung braucht man jedoch nicht anzunehmen, wenn man das Tympanicum von einem Deckknochen des Unterkiefers ableitet, wofür dann namentlich das Supraangulare in Betracht kommt.

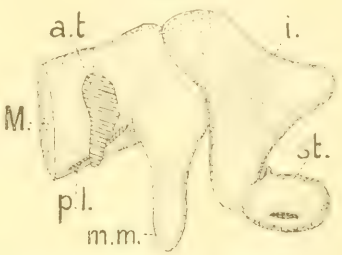
Außer der Beziehung des Tympanicum zu dem Meckelschen Knorpel hat diese Hypothese meiner Meinung nach noch einige andre Punkte vor gegenüber der von Gaupp und Gegenbaur. An erster Stelle kann die lose Verbindung des Tympanicum mit dem Schädel bei vielen niederen Säugetieren und im allgemeinen bei denen, wo es ringförmig bleibt oder wenigstens wenig modifiziert wird, genannt werden; so bei vielen *Insectivoren* (für *Erinaceus* ist hierauf durch Leche speziell hingewiesen: s. S. 410), bei den *Chiropteren* und besonders bei den *Monotremen*. Anderseits ist eine Verwachsung mit dem Malleus, dem Articulare, nicht selten und namentlich bei den *Monotremen* der Fall.

Ferner scheint auch die Beziehung zu andern Teilen des Unterkiefers günstig für die Hypothese. Schon Kölliker hat den

[1] Eine Homologie von Tympanicum und Praeoperculum ist auch durch Huxley (1864) und, wie es scheint, selbst schon vor ihm vermutet.

Proc. Folii, welcher als Deckknochen unter dem proximalen Ende des Meckelschen Knorpels entsteht, mit dem Angulare homologisiert. Aus Fig. 11, Taf. C, von Broman (hier kopiert in Fig. 95 geht hervor, daß das gegenseitige Verhältnis von diesem Knöchelchen mit dem Annulus nahezu dasselbe ist wie das des Angulare mit dem Supraangulare der *Sauropsiden*. Selbst ist es nicht unmöglich, daß noch ein dritter Deckknochen des Unterkiefers bei Säugetieren zurückgefunden werden kann, und zwar das Complementare (Coronoid): bei den *Sauropsiden* liegt es, wo es vorkommt, als Deckknochen über dem Meckelschen Knorpel und nach innen von ihm und dieselbe Lage zeigt bei den Säugetieren das Ossiculum malleoli von Hagenbach (s. S. 372 ff.). In Fig. 4 (S. 343) ist die Lage der drei Knöchelchen noch deutlich zu sehen: *p.l.* ist der Proc. Folii (Angulare), *o* ist das Ossiculum accessorium (Coronoid), *c.t.* ist die Öffnung, welche die Chorda tympani und anfänglich den Meckelschen Knorpel durchläßt und lateral (auf der Zeichnung links) hiervon liegt der Teil des Tympanicum, welcher direkt von der in Fig. 95 abgebildeten kleinen Knochenlamelle herrühren muß. Für eine derartige Herkunft des Ossiculum accessorium vom Coronoid spricht jedoch nicht, daß es relativ selten vorzukommen scheint; es ist jedoch noch wenig untersucht und besonders die erste Anlage muß noch erforscht werden. Wenn es, wie ich vermute, dasselbe ist als Parkers »Supra-angulare«, ist es vielleicht doch wohl allgemein verbreitet: Parker gibt dieses Knöchelchen in seinen Monographien und in seinem »Mammalian Descent« für mehrere Säugetiere an, so z. B. für die *Marsupialia* und *Talpa*. — Der Verlauf der Chorda tympani scheint wohl mit der angegebenen Homologie in Übereinstimmung zu sein.

Fig. 95.

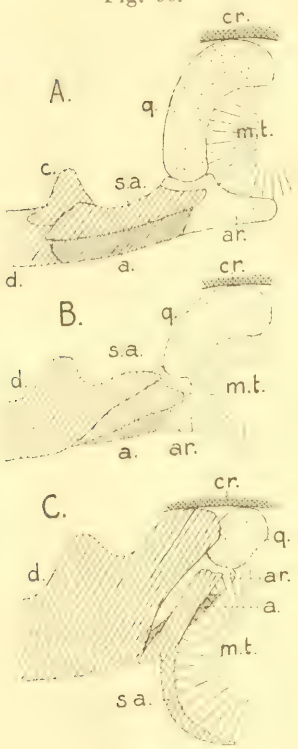


Rekonstruktionsmodell der proximalen Partien der beiden ersten Visceralbogen eines menschlichen Embryos, schief von unten und außen gesehen. Nach Broman. *a.t.* Anlage des Annulus tympanicus; *i.* Incus; *M.* Meckelscher Knorpel; *m.m.* Manubrium mallei; *p.l.* Proc. Folii; *st.* Stapes.

Auch die Verbindung zwischen Tympanicum und Dentale, durch Peters (1867a, b) bei jungen Beuteltieren und durch Gadow (1901) bei einem jungen *Orycteropus* gefunden, welcher Verbindung sie ein Argument für die Homologie des Tympanicum mit dem Quadratum entlehnen, wird begreiflich, wenn beide Knochen als Teile des Unterkiefers von Anfang an miteinander in Berührung gewesen sind.

Daß das Supraangulare immer einen wenig wichtigen Teil des Kopfskeletts bildet, im Gegensatz zu der großen Entwicklung, welche das Tympanicum erreichen kann, liefert keine Schwierigkeit, da diese Entwicklung erst bei den höheren Säugetieren auftritt; auch GEGENBAUR hat auf dies letztere hingewiesen. Dabei ist das Supraangulare bei den *Sauropsidae* konstant vorhanden, was von dem Paraquadratum und dem Quadratojugale nicht gesagt werden kann[1].

Fig. 96.



Schematische Darstellung der Entstehung des Tympanicum aus dem Supraangulare. *A.* Reptil (Lacertilier), *B.* Zwischenform, *C.* Säuger. *a.* Angulare (bzw. Proc. Folii); *ar.* Articulare (Malleus); *c.* Coronoid; *cr.* Schädel; *d.* Dentale; *m.t.* Trommelfell; *q.* Quadratum (Incus); *s.a.* Supraangulare (Annulus tympanicus).

Ich stelle mir vor, daß das Trommelfell bei den *Promammalia* durch das Quadratum getragen wurde, wie jetzt noch bei den Reptilien Regel ist. Vielleicht trug auch schon das Articulare mittels seiner Pars retro-articularis an der Befestigung des Trommelfells bei, was gleichfalls noch bei Reptilien (*Lacertilia*) vorkommen kann. Bei der Reduktion dieser beiden Knochen würde das Trommelfell einen freien Rand bekommen haben, wenn sich nicht gleichzeitig das Supraangulare längs diesem Rande ausgebreitet hätte. In Fig. 96 ist dies schematisch dargestellt. Das ursprüngliche Supraangulare ist derjenige Teil des Tympanicum, welcher noch immer zuerst angelegt wird und oft auch noch im erwachsenen Zustande zu unterscheiden

[1] BROOM (1904) gibt einige Abbildungen von Querschnitten durch den Unterkiefer von verschiedenen theromorphen Reptilien; in diesen Abbildungen (besonders Fig. 9 und 10) zeigt die gegenseitige Lage und das Größenverhältnis von Articulare, Angulare, Supraangulare und Dentale in der Tat große Übereinstimmung mit denen des MECKELschen Knorpels, Proc. Folii, Annulus tympanicus und Dentale bei Säugetierembryonen; nur liegt das Supraangulare etwas höher als der Annulus.

Erst während der Korrektur dieser Arbeit erschien GAUPPS Darstellung der Entwicklung des Kopfskelets im Handbuch von HERTWIG (GAUPP, 1905[b]). Darin vergleicht der Autor den Proc. Folii nicht mit dem Angulare, sondern mit dem von ihm Postoperculare genannten Knochen (dem Dermarticulare von KINGSLEY, 1905). Ist diese Vergleichung richtig, so könnte für das Tympanicum auch das Angulare in Betracht kommen.

bleibt. Auf den Gegensatz zwischen diesem Teile und dem Reste des Annulus und den Zusammenhang zwischen dem ersteren und dem Kieferbogen hat auch Gradenigo (1887) schon ausdrücklich hingewiesen.

Es fordert wohl keine nähere Auseinandersetzung, daß diese Betrachtungen rein hypothetisch sind. Doch habe ich gemeint, sie nicht verschweigen zu müssen, da meiner Meinung nach die gegebene Ableitung des Tympanicum besser als irgendeine andre mit den bekannten Tatsachen in Übereinstimmung ist. Auch physiologischen Einwänden ist sie kaum ausgesetzt, wenigstens wenn man einmal die Reichertsche Hypothese annimmt. Nur spätere ontogenetische und paläontologische Untersuchungen werden über diese Frage mehr Licht verbreiten können.

Literaturverzeichnis.

1899. Alezais, Étude anatomique du Cobaye (Cavia cobaya), III. Tête. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 35.

1893. Allen, H., A Monograph of the Bats of North America. Bull. U. S. Nat. Mus., No. 43, Washington.

1876. Allen, J. A., Description of a new generic Type (Bassaricyon) of Procyonidae from Costa Rica. Proc. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia.

1880. —— History of North American Pinnipeds. U. S. Geol. and Geogr. Survey of the Territories, Miscell. Publ. No. 12.

1887. —— The West Indian Seal (Monachus tropicalis Gray). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., II, Art. I.

1869. Allman, G. J., On the Characters and Affinities of Potamogale. Trans. Zool. Soc. London, VI.

1875. Alston, E. R., On Anomalurus, its Structure and Position. Proc. Zool. Soc. London.

1889. Ameghino, F., Contribucion al conocimiento de los Mamiferos fosiles de la República Argentina. Actas de la Acad. Nac. de Cienc. de la Rep. Argentina en Córdoba.

1878. Anderson, J., Anatomical and zoological Researches: Zoological Results of the two Expeditions to Western Yunnan. London.

1895. —— On a new Species of the Genus Erinaceus from Somaliland. Proc. Zool. Soc. London.

1871. Atkinson, E., On some Points of Osteology of the Pichiciégo (Chlamydophorus truncatus, Harlan). Journ. of Anat. and Phys., V.

1887. Aurivillius, Osteologie und äussere Erscheinung des Wals Sowerby's (Micropteron bidens [Sow.]). Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 11.

1879. Baumüller, B., Über die letzten Veränderungen des Meckel'schen Knorpels, Ztschr. f. wiss. Zool., 32.

1893, 1894. Beauregard, H., Recherches sur l'Appareil auditif chez les Mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 29 u. 30.

1900. Bemmelen, J. F. van, Über den Schädel der Monotremen. Zool. Anz., XXIII.

1901. —— Der Schädelbau der Monotremen. Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena, VI (Semon's Forschungsreisen, III, Lief. IV).

1863. Beneden, P. J. van, Mémoire sur une nouvelle Espèce de Ziphius. Mém. couronnés, publiés par l'Acad. roy. d. Belgique, Coll. in-8°., XVI.

1880. Beneden, P. J. van, et P. Gervais, Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris.

1903. Berg, W., Zur Corrosionsanatomie des Schläfenbeins der Affen. Ztschr. f. Morph. und Anthrop., V, H. 2.

1847. Bischoff, Th. L. W., Einige Beiträge zur Anatomie des Duyong. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.

1822. Blainville, H. M. Ducrotay de, De l'organisation des animaux, 1. Paris.

1839—64. —— Ostéographie des Mammifères. Paris.

? Blanchard, E., l'Organisation du Règne Animal, Mammifères. Paris.

1904. Boenninghaus, G., Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., XIX, H. 2.

1903. Bovero, A., e U. Calamida, Canali venosi emissari temporali squamosi e petrosquamosi. Mem. R. Accad. d. Sc. di Torino, (2) LIII.

1833. Brandt, J. F., De Solenodonte. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Pétersbourg, (6), Sc. math., phys. et nat., II.

1855. —— Beiträge zur nähern Kenntniss der Säugethiere Russland's. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Pétersbourg, (6), Sc. math., phys. et nat., IX.

1869. —— Symbolae Sirenologicae, Fasc. II et III. Sireniorum, Pachydermatum, Zeuglodontum et Cetaceorum ordinis osteologia comparata. Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St.-Pétersbourg, (7) XII.

1870. —— Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer (Hyrax Herm.). Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St.-Pétersbourg, (7) XIV.

1836. Breschet, G., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'Organe de l'Ouïe usw., IIme Édit. Paris.

1899. Broman, I., Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte, herausg. v. Merkel und Bonnet, I. Abt., H. 37.

1872a. Brooke, V., On Hydropotes inermis and its Cranial Characters. Proc. Zool. Soc. London.

1872b. —— On the Royal Antelope, and allied Species of the Genus Nanotragus. Proc. Zool. Soc. London.

1878. —— On the Classification of the Cervidae, with a Synopsis of the existing Species. Proc. Zool. Soc. London.

1904. Broom, R., On the Structure and Affinities of Udenodon. Proc. Zool. Soc. London, Vol. II.

1904. —— On the Structure of the Theriodont Mandible, and on its Mode of Articulation with the Skull. Proc. Zool. Soc. London, Vol. I.

1846. Burmeister, H., Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin.

1864. Burmeister, H., Fauna Argentina. — Primera parte. — Mamíferos fosiles. Anales del Mus. Públ. de Buenos Aires, I.

1870—74. —— Monografía de los Glyptodontes. Anales del Mus. Públ. de Buenos Aires, II.

1886. —— Atlas de la Description physique de la République Argentine, 3me Livr., Osteologie der Gravigraden. Buenos Aires.

1856. Calori, L., Sul Corso e sulla Distribuzione delle Arterie della Cavità del Timpano ne' Chiropteri, negli Insectivori e nei Roditori Annotazioni anatomiche. Mem. Ac. Bologna, VII.

1820. Camper, P., Observations anatomiques sur la structure intérieure et le squelette de plusieurs espèces de Cétacés. Paris.

1902. Carlsson, A., Über die systematische Stellung von Eupleres goudoti. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XVI, H. 2.

1865. Claudius, M., Das Gehörlabyrinth von Dinotherium giganteum. Cassel.

1868. —— Das Gehörorgan von Rhytina Stelleri. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Pétersbourg, (7) XI.

1880. Cope, E. D., On the Foramina Perforating the Posterior Part of the Squamosal Bone of the Mammalia. Proc. Amer. Philos. Soc., XVIII.

1884. —— The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West, Book I. Rep. U. S. Geol. Surv. of the Territories, III, Washington.

1872. Coues, E., The Osteology and Myology of Didelphys Virginiana. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., II, P. I.

1877. Coues, E., and J. A. Allen, Monographs of North American Rodentia. No. VIII. — Saccomyidae, by E. Coues. Rep. U. S. Geol. Surv. of the Territories, XI, Washington.

1834—36. Cuvier, G., Recherches sur les Ossemens fossiles, 4me Edit. Paris.

1835—46. —— Leçons d'Anatomie comparée, 2me Edit. Paris.

1899. Denker, A., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugethiere. Leipzig.

1900. —— Zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans der Säugetiere. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch., IX (1899).

1901. —— Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena, VI (Semon's Forschungsreisen, III, Lief. IV).

1902. —— Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea. Anat. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet, I. Abt., H. 62.

1904. —— Die Eustachische Röhre des Ameisenfressers. Ztschr. f. Morph. u. Anthrop., VIII.

1841. Dieterich, K., Fragmente zur genaueren Kenntniss der Schläfenbeine einiger schweizerischen Säugethiere. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.

1878. Dobson, G. E., Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum. London.

1882—90. —— A Monograph of the Insectivora. London.

1879. Doran, A. H. G., Morphology of the Mammalian Ossicula auditus. Trans. Linn. Soc. London, (2) I, Zoology.

1893. Dreifuss, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere. Morph. Arb., herausg. von Schwalbe, II.

1903. Drüner, L., Über die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen. Anat. Anz., XXIII.
1904. —— Über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., XXIV.
1847. Eckhard, C., Das Zungenbein der Säugethiere. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.
1875. Edwards, A. Milne, et A. Grandidier, Histoire naturelle des Mammifères, I, in: Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar publiée par Alfred Grandidier.
1849. Eschricht, D. F., Untersuchungen über die Nordischen Wallthiere, I. Leipzig.
1851. —— Om Gangesdelphinen. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, (5), Naturv. og math. Afd., II.
1861. Eschricht, D. F., og J. Reinhardt, Om Nordhvalen (Balaena Mysticetus L.). Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, (5), Naturv. og math. Afd., V.
1899a. Eschweiler, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat., 53.
1899b. —— Die Fenestra cochleae bei Echidna hystrix. Anat. Anz., XVI.
1904. —— Zur Entwicklung des schallleitenden Apparates mit besonderer Berücksichtigung des Musculus tensor tympani. Arch. f. mikr. Anat., 63.
1886—87. Ficalbi, E., Sulla ossificazione delle Capsule periotiche nell' Uomo e negli altri Mammiferi. Atti d. R. Acad. Medica di Roma, (2) III.
1901. Fischer, E., Das Primordialcranium von Talpa europaea. Anat. Hefte, herausg. v. Merkel u. Bonnet, I. Abt., H. 56—57.
1903. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Ztschr. f. Morph. u. Anthrop., V, H. 3.
1869a. Flower, W. H., On the Value of the Characters of the Base of the Cranium in the Classification of the Order Carnivora. Proc. Zool. Soc. London.
1869b. —— On the Osteology of the Cachalot or Sperm-Whale (Physeter macrocephalus). Trans. Zool. Soc. London, VI.
1869c. —— Description of the Skeleton of Inia geoffrensis and of the Skull of Pontoporia blainvillii. Trans. Zool. Soc. London, VI.
1871. —— On the Connexion of the Hyoid Arch with the Cranium. Report fortieth Meet. Brit. Assoc. for the Advancement of Science, Liverpool (1870).
1874. —— On the recent Ziphioid Whales, with a Description of the Skeleton of Berardius arnouxi. Trans. Zool. Soc. London, VIII.
1876. —— On some Cranial and Dental Characters of the existing Species of Rhinoceroses. Proc. Zool. Soc. London.
1879. —— A further Contribution to the Knowledge of the existing Ziphioid Whales, Genus Mesoplodon. Trans. Zool. Soc. London, X.
1885. Flower, W. H., and H. Gadow, An introduction to the Osteology of the Mammalia, 3. Edit. London.
1891. Flower, W. H., and R. Lydekker, An Introduction to the Study of Mammals. London.
1904. Fraas, E., Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleocän vom Mokattam bei Caïro. Geol. und Paläont. Abh., herausg. von E. Koken, N. F., VI, H. 3.

1892—94. Franck, L., Handbuch der Anatomie der Haustiere, 3. Aufl., ergänzt von Martin. Stuttgart.

1882. Fraser, A., On the Development of the Ossicula Auditus in the higher Mammalia. Phil. Trans. Roy. Soc., 173, P. III, London.

1904. Fürbringer, M., Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena, XI (Festschr. Haeckel).

1889. Gadow, H., On the Modifications of the First and Second Visceral Arches. Phil. Trans. Roy. Soc. (1888), 179, London.

1901. —— The Evolution of the Auditory Ossicles. Anat. Anz., XIX.

1877. Garrod, A. H., Notes on the Visceral Anatomy and Osteology of the Ruminants. Proc. Zool. Soc. London.

1894. Gaupp, E., Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthier-Schädel. Morph. Arb., herausg. von Schwalbe, IV, H. 1.

1899. —— Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebn. der Anat. u. Entwickelungsgesch., VIII (1898).

1900. —— Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Anat. Hefte, herausg. von Merkel u. Bonnet, I. Abt., H. 49.

1901. —— Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebn. der Anat. und Entwickelungsgesch., X (1900).

1902. —— Über die Ala temporalis des Säugerschädels. Anat. Hefte, herausg. von Merkel u. Bonnet, H. 61.

1903. —— Zur Entwickelung der Schädelknochen bei den Teleostiern. Verhandl. der Anat. Ges. auf der siebzehnten Vers. in Heidelberg.

1905a. —— Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz., XXVII.

1905b. —— Die Entwickelung des Kopfskelettes. Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere, herausg. von O. Hertwig, Lief. 23—24, Jena.

1898. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, I. Leipzig.

1875. George, M., Monographie anatomique des Mammifères du Genre Daman. Bibliothèque de l'École des Hautes Études, sect. des Sc. Nat., XII, art. 5. Paris.

1887. Gerstäcker, A., Das Skelet des Döglings, Hyperoodon rostratus (Pont.). Leipzig.

1867—69. Gervais, P., Zoologie et Paléontologie Générales. Paris.

1861. Giebel, C. G., Zur Charakteristik der Gürtelthiere. Ztschr. f. d. ges. Naturw., 18.

1880. —— Die Schädeldifferenzen des Hylobates syndactylus, H. lar und H. leuciscus. Ztschr. f. d. ges. Naturw., 53.

1874—1900. Giebel, C. G., und W. Leche, Säugethiere, I. Bronn's Klassen u. Ordnungen des Thierreichs, VI, Abt. V. Leipzig.

1887. Gradenigo, G., Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitth. a. d. embryolog. Instit. der Univ. Wien, 9. Heft.

1867. Gratiolet, L. P., Recherches sur l'Anatomie de l'Hippopotame. Paris.

1901. Grosser, O., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Gefässsystemes der Chiropteren. Anat. Hefte, herausg. von Merkel u. Bonnet, Bd. XVII.

1859. Gruber, W., Der Paukendeckenknochen, Ossiculum tegmenti tympani des Menschen. Bull. phys.-math. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 17, 1859.
1842. Günther, A. F., Beobachtungen über die Entwickelung des Gehörorgans. Leipzig.
1835. Hagenbach, E., Die Paukenhöhle der Säugethiere. Leipzig.
1841. —— Über ein besonderes, mit dem Hammer der Säugethiere in Verbindung stehendes Knöchelchen. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.
1837. Hallmann, E., Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. Hannover.
1902. Hammar, J. A., Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzenden Organe, I. Abth.: Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwicklung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Arch. f. mikr. Anat., 59.
1896. Hochstetter, F., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Monotremen. Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena, V (Semon's Forschungsreisen, II, Lief. III).
1864. Hollard, M. H., Du Temporal et des pièces qui en représentent les éléments dans la série des Animaux vertébrés. Ann. sc. nat. (5), Zoologie, I.
1897. Howes, G. B., On the mammalian Hyoid. Journ. of Anat. and Phys., XXX.
1864. Huxley, T. H., Lectures on the Elements of Comparative Anatomy. London.
1865. —— On the Osteology of the genus Glyptodon. Phil. Trans. Roy. Soc., 156, London.
1880. —— On the Cranial and Dental Characters of the Canidae. Proc. Zool. Soc. London.
1845. Hyrtl, J., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag.
1850. —— Zur vergleichenden Anatomie der Trommelhöhle. Denkschr. kais. Akad. der Wiss., Math.-nat. Cl. I, Wien.
1853. —— Beiträge zur vergleichenden Angiologie. IV. Das arterielle Gefäßsystem der Monotremen. Denkschr. kais. Akad. der Wiss., Math.-nat. Cl., V, Wien.
1854. —— Beiträge zur vergleichenden Angiologie. V. Das arterielle Gefäßsystem der Edentaten. Denkschr. kais. Akad. der Wiss., Math.-nat. Cl., VI, Wien.
1855. —— Chlamydophori truncati cum Dasypode gymnuro comparatum Examen anatomicum. E volumine IX. comment. phys.-math. classis Caesareae scient. Ac. recusum. Viennae.
1884. —— Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Wien.
1878. Joseph, G., Über das Verhalten des äusseren Gehörganges und der Paukenhöhle bei den amerikanischen Affen. 55. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur (1877).
1899. Kan, P. Th. L., Over Dehiscenties in den Voorwand en in den Bodem der Trommelholte. Akad. Proefschr. Leiden.
1887. Kastschenko, N., Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat., 30.
1905. Kingsley, J. S., The Bones of the Reptilian lower Jaw. Americ. Natural., XXXIX.

1868. Klein, von, Vergleichende Beschreibung des Schädels der Wirbelthiere. Würtemb. naturwiss. Jahreshefte, 24.
1849. Kölliker, A., Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der kön. zoot. Anst. zu Würzburg, 2. Ber. f. d. Schuljahr 1847—48, Leipzig.
1879. —— Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, 2. Aufl. Leipzig.
1844. Köstlin, O., Der Bau des knöchernen Kopfes in den vier Klassen der Wirbelthiere. Stuttgart.
1896. Kopetsch, J., Über das Foramen jugulare spurium und den canalis (meatus) temporalis am Schädel der Säugethiere. Königsberg.
1891. Kostanecki, K. von, Zur Morphologie der Tuben-Gaumenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Phys.
1902. Krause, R., Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans. Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere, herausg. von O. Hertwig, Lief. 4—5. Jena.
1884. Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens, 2. Aufl. Leipzig.
1901. Lankester, E. Ray, On the Affinities of Aeluropus melanoleucus, A. Milne-Edwards. Trans. Linn. Soc. London (2) Zoology, VIII, P. 6.
1886. Leche, W., Über die Säugethiergattung Galeopithecus. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 21.
1902. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. II. Phylogenie. 1. Die Familie der Erinaceidae. Zoologica, 15, H. 37.
1855. Leidy, J., A Memoir on the extinct Sloth Tribe of North America. Smithsonian Contrib. to Knowledge, VII.
1869. —— The Extinct Mammalian Fauna of Dakota and Nebraska. Journ. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia, (2) VII.
1903. Lesbre, F. X., Recherches anatomiques sur les Camélidés. Arch. du Mus. d'Hist. nat. de Lyon, 8.
1835. Leukart, F. S., Ueber einen neuen, eigenthümlichen Knochen des Meerschweinchens (Cavia Aperea, Erxleb.). Ztschr. für Physiologie, 5.
1895. Loewenstein, E., Über das Foramen jugulare spurium und den Canalis temporalis am Schädel des Menschen und einiger Affen. Königsberg.
1905. Lorenz von Liburnau, L., Megaladapis Edwardsi G. Grandidier. Denkschr. kais. Akad. der Wiss., Math.-nat. Kl., LXXVII, Wien.
1893. Lydekker, R., A Study of the extinct Ungulates of Argentina. Paleontología Argentina II. Anales del Mus. de La Plata.
1878. Maisonneuve, P., Traité de l'Ostéologie et de la Myologie du Vespertilio murinus. Paris.
1894. Major, C. I. Forsyth, Über die Malagassischen Lemuriden-Gattungen Microcebus, Opolemur, und Chirogale. Novitates Zoologicae, I.
1899a. —— Exhibition of, and remarks upon, some skulls of foetal Malagasy Lemurs. Proc. Zool. Soc. London.
1899b. —— Exhibition of, and remarks upon, specimens of two subfossil Mammals from Madagascar. Proc. Zool. Soc. London.
1886. Malm, A. H., Om Sowerby's hval. Öfversigt af Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl., 42 (1885), Stockholm.
1901. Matthew, W. D., Fossil Mammals of the Tertiary of Northeastern Colorado. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., I, Pt. VII.

1821—33. Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Halle.
1885. Merriam, C. Hart, Description of a new Species of Aplodontia. Ann. New York Ac. of Sc., III.
1889. —— Revision of the North American Pocket Mice. North American Fauna No. 1., U. S. Departm. of Agricult., Div. of Ornithol. and Mammal., Washington.
1895. —— Monographic Revision of the Pocket Gophers, Family Geomyidae (Exclusive of the species of Thomomys). North American Fauna No. 8., U. S. Departm. of Agricult., Div. of Ornithol. and Mammal., Washington.
1840. Miram, E., Über den eigenthümlichen Bau des Gehörganges bei einigen Säugethieren aus der Ordnung der Nager. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 2.
1864. Mivart, St. G., Notes on the Crania and Dentition of the Lemuridae. Proc. Zool. Soc. London.
1866. —— On the Structure and Affinities of Microrhynchus laniger. Proc. Zool. Soc. London.
1867a, 1868. —— Notes on the Osteology of the Insectivora. Journ. of Anat. and Phys., I u. II.
1867b. —— On the Skull of Indris diadema. Proc. Zool. Soc. London.
1867c. —— Additional Notes on the Osteology of the Lemuridae. Proc. Zool. Soc. London.
1871. —— On Hemicentetes. Proc. Zool. Soc. London.
1881. —— The Cat. London.
1882a. —— On the Classification and Distribution of the Aeluroidea. Proc. Zool. Soc. London.
1882b. —— Notes on some points in the Anatomy of the Aeluroidea. Proc. Zool. Soc. London.
1885a. —— On the Anatomy, Classification and Distribution of the Arctoidea. Proc. Zool. Soc. London.
1885b. —— Notes on the Pinnipedia. Proc. Zool. Soc. London.
1877. Moldenhauer, W., Die Entwickelung des mittleren und des äusseren Ohres. Morph. Jahrb., III.
1865. Murie, J., On the identity of the Hairy-nosed Wombat (Phascolomys lasiorhinus, Gould) with the Broad-fronted Wombat (P. latifrons, Owen) usw. Proc. Zool. Soc. London.
1867. —— On the Platyrhine Wombat (Phascolomys platyrhinus, Owen). Proc. Zool. Soc. London.
1874. —— On the Form and Structure of the Manatee (Manatus americanus). Trans. Zool. Soc. London, VIII.
1875. —— On the Habits, Structure and Relations of the Three-banded Armadillo (Tolypeutes conurus I. Geoffr.). Trans. Linn. Soc. London, 30.
1904. Noordenbos, W., Over de ontwikkeling van het Chondrocranium van Zoogdieren. Akad. Proefschr. Groningen.
1896. Osborn, H. F., The Cranial Evolution of Titanotherium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VIII.
1898. —— The Extinct Rhinoceroses. Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., I, P. III.
1902. —— Dolichocephaly and Brachycephaly in the lower Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XVI.
1894. Osborn, H. F., and J. L. Wortman, Fossil Mammals of the Lower Miocene White River Beds. Collection of 1892. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VI.

1826. Otto, A. G., De animalium quorundam, per hiemen dormentium, vasis cephalicis et aure interna. Nova acta phys.-med. Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Curios., XIII.
1839—47. Owen, R., Monotremata. Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, edited by Todd, III, London.
1840. —— The Zoology of the Voyage of H. M. S. Beagle, part I. Fossil Mammalia. London.
1841. —— On the Osteology of the Marsupialia. Trans. Zool. Soc. London, II.
1842. —— Description of the Skeleton of an extinct gigantic Sloth (Mylodon robustus, Owen). London.
1849. —— On the Osteology of the Marsupialia. (Part II.) Comparison of the Skulls of the Wombats usw. Trans. Zool. Soc. London, III.
1853. —— Descriptive Catalogue of the Osteological Series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons. London.
1856. —— On the Megatherium (Megatherium Americanum, Cuvier and Blumenbach). Part III. — The Skull. Phil. Trans. Roy. Soc. London.
1859. —— On the fossil Mammals of Australia. Part I. Description of a mutilated Skull of a large Marsupial Carnivore (Thylacoleo carnifex, Owen). Phil. Trans. Roy. Soc. London.
1862. —— On the Anatomy of the Great Anteater (Myrmecophaga jubata, Linn.). Trans. Zool. Soc. London, IV.
1866a. —— On the fossil Mammals of Australia. Part II. Description of an almost entire Skull of the Thylacoleo carnifex Owen. Phil. Trans. Roy. Soc. London.
1866b. —— On the Aye-Aye. Trans. Zool. Soc. London, V.
1868. —— On the Anatomy of Vertebrates, Vol. I—III. London.
1874. —— On the Osteology of the Marsupialia. (Part III.) Modifications of the Skeleton in the Species of Phascolomys. Trans. Zool. Soc. London, VIII.
1874. Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Pig (Sus scrofa). Phil. Trans. Roy. Soc., 164, London.
1885. —— On mammalian descent. London.
1886a. —— On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia. Part II. Edentata. Phil. Trans. Roy. Soc. (1885), 176, London.
1886b. —— On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia. Part III. Insectivora. Phil. Trans. Roy. Soc. (1885), 176, London.
1879. Parker, W. K., und G. T. Bettany, Die Morphologie des Schädels, Deutsche Ausgabe von B. Vetter. Stuttgart.
1852. Peters, W. C. H., Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique, Zoologie. I. Säugethiere. Berlin.
1864. —— Über die Säugethiergattung Solenodon. Abhandl. Kön. Akad. der Wiss. zu Berlin (1863).
1867a. —— Über die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beutelthieren. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin.
1867b. —— Über das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabelthiere. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin.
1872. —— Contributions to the knowledge of Pectinator. Trans. Zool. Soc. London, VII.
1873. —— Über Dinomys. Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Ges. Naturf. Freunde zu Berlin, Berlin.

1888. Piersol, G. A., Über die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugethieren. Ztschr. für wiss. Zool., 47.
1818. Pohl, C. E., Expositio Generalis anatomica organi auditus per classes animalium. Wien.
1848. Pomel, A., Études sur les Carnassiers Insectivores, 2me partie. Arch. sc. phys. et nat., IX.
1874. Pouchet, G., Mémoires sur le Grand Fourmilier (Myrmecophaga jubata, Linné). Paris.
1852. Rapp, W. von, Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. 2. Aufl. Tübingen.
1832. Rathke, H., Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. Riga und Dorpat.
1878. Reinhardt, J., Kaempedovendyr-Slaegten Coelodon. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter (5), Naturv. og math. Afd., XII, 3.
1879. —— Beskrivelse af Hovedskallen af et Kaempedovendyr Grypotherium darwinii. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter (5), Naturv. og math. Afd., XII, 4.
1898. Roth, S., Orden Toxodontia. Catálogo de los Mamíferos fósiles conservados en el Museo de La Plata, La Plata.
1870. Rüdinger, N., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete. München.
1876. —— Beiträge zur Anatomie des Gehörorganes, der venösen Blutbahnen der Schädelhöhle, sowie der überzähligen Finger. München.
1897. Ruge, G., Das Knorpelskelet des äußeren Ohres der Monotremen — ein Derivat des Hyoidbogens. Morph. Jahrb., XXV, H. 2.
1880. Salensky, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb., VI.
1895. Salzer, H., Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morph. Jahrb., XXIII.
1898. Schwalbe, G., Das äussere Ohr. Handbuch der Anatomie des Menschen, herausg. von von Bardeleben, V, Abt. 2. Jena.
1890. Scott, W. B., Beiträge zur Kenntnis der Oreodontidae. Morph. Jahrb., XVI.
1891a. —— On the Osteology of Poebrotherium: a Contribution to the Phylogeny of the Tylopoda. Journ. of Morph., V.
1891b. —— On the Osteology of Mesohippus and Leptomeryx. Journ. of Morph., V.
1894. —— The Mammalia of the Deep River Beds. Trans. Amer. Phil. Soc., XVII.
1895a. —— Protoptychus Hatcheri, a new Rodent from the Uinta Eocene. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia.
1895b. —— The Osteology and Relations of Protoceras. Journ. of Morph., XI.
1895c. —— The Structure and Relationships of Ancodus. Journ. Ac. of Nat. Sc. Philadelphia, IX, Sec. Series.
1898a. —— Notes on the Canidae of the White River Oligocene. Trans. Amer. Phil. Soc., XIX, Pt. III.
1898b. —— The Osteology of Elotherium. Trans. Amer. Phil. Soc., XIX, Pt. III.
1899. —— The Selenodont Artiodactyls of the Uinta Eocene. Wagner Free Institute of Science of Philadelphia, VI.
1894. Siebenmann, F., Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte.

1898. Siebenmann, F., Mittelohr und Labyrinth. Handbuch der Anatomie des Menschen, herausg. von von Bardeleben, V, Abt. 2. Jena.
1900. Sixta, V., Der Monotremen- und Reptilien-Schädel. Ztschr. f. Morph. u. Anthrop., II.
1896. Spee, Graf, Kopf. Handbuch der Anatomie des Menschen, herausg. von von Bardeleben, I, Abt. 2. Jena.
1846. Spöndli, H., Über den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Zürich.
1846. Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin.
1891. Stirling, E. C., Description of a New Genus and Species of Marsupialia, »Notoryctes typhlops«. Trans. and Proc. and Rep. R. Soc. S.-Austr., XIV (1890—91).
1845. Straus-Durckheim, H., Anatomie du Chat. Paris.
1883. Sutton, B., The ossification of the temporal bone. Journ. of Anat. and Phys., XVII.
1899. Tandler, J., Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschr. kais. Akad. der Wiss., Math.-nat. Cl., LXVII, Wien.
1901. —— Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Anat. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet, H. 59.
1902. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb., XXX, H. 1 u. 2.
1888. Thomas, Oldf., Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collection of the British Museum. London.
1895. —— On Caenolestes. Proc. Zool. Soc. London.
1881. Tröltsch, von, Die Anatomie des äusseren und mittleren Ohres. Lehrbuch der Ohrenheilkunde, 7. Aufl. Leipzig.
1898—99. Trouessart, E. L., Catalogus Mammalium, Nova Editio. Berlin. — Hierzu: Quinquennale Supplementum (1899—1904). Berlin 1904—1905.
1897. True, F. W., A Revision of the American Moles. Proc. U. S. Nat. Mus., XIX.
1899. Tullberg, T., Über das System der Nagethiere. Upsala.
1848. Turner Jun., H. N., Observations relating to some of the Foramina at the base of the Skull in Mammalia. Proc. Zool. Soc. London.
1849. —— On the evidences of affinity afforded by the Skull in the Ungulate Mammalia. Proc. Zool. Soc. London.
1850. —— On the generic subdivision of the Bovidae, or Hollow-horned Ruminants. Proc. Zool. Soc. London.
1851. —— On the Arrangement of the Edentate Mammalia. Proc. Zool. Soc. London.
1888. Turner, W., Report on the Seals collected during the Voyage of H. M. S. Challenger in the Years 1873—76. Report Sc. Res. Challenger, Zoology, XXVI, London.
1898. Versluys Jr., J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., XII.
1872. Vrolik, A. J., Studiën over de verbeening en de Beenderen van den Schedel der Teleostei. Akad. Proefschr. (Deutsche Übersetzung in: Niederl. Arch. f. Zool., I, 1873).
1858. Wagner, J., De partibus, Mammalium os temporum constituentibus. Dorpat.

1904. Weber, M., Die Säugetiere. Jena.
1873. Wendt, H., Über das Verhalten der Paukenhöhle beim Foetus und beim Neugeborenen. Arch. der Heilkunde, 14.
1896. Wińcza, H., Über einige Entwicklungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugethieren. Bull. internat. Acad. d. Sc. de Cracovie. (Das ursprüngliche Werk mit den Tafeln erschien in polnischer Sprache in den Abhandlungen der Akad. zu Krakau, (2), XIII, 1898.)
1878. Winge, H., Om Muldvarpens og Spidsmusenes Cranier og Spidsmusenes systematiske Stilling. Vidensk. Medd. Nat. For. Kjöbenhavn.
1881. —— Om graeske Pattedyr, samlede af L. Münter. Med Bemaerkninger om Familierne Soricidae, Mustelidae, Muridae og Myoxidae. Vidensk. Medd. Nat. For. Kjöbenhavn.
1888. —— Jordfundne og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa. E Museo Lundii, Kjöbenhavn.
1892. —— Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera) fra Lagoa Santa. E Museo Lundii, Kjöbenhavn.
1893. —— Jordfundne og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa. E Museo Lundii, Kjöbenhavn.
1895a. —— Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa. E Museo Lundii, Kjöbenhavn.
1895b. —— Jordfundne og nulevende Aber (Primates) fra Lagoa Santa. E Museo Lundii, Kjöbenhavn.
1898. Wortman, J. L., The Extinct Camelidae of North America and some Associated Forms. Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist., X.
1882. Wijhe, J. W. van, Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zoologie, V, H. 3.
1873a. Zuckerkandl, E., Zur Entwickelung des äusseren Gehörgangs. Monatsschr. f. Ohrenheilkunde.
1873b. —— Über die Arteria stapedia des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilkunde.
1886. —— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete. Arch. f. Ohrenheilkunde, 23.
1899. —— Zur Anatomie von Chiromys madagascariensis. Denkschr. kais. Akad. Wiss., Math.-nat. Cl., LXVIII, Wien.
1904. —— Über die Ohrtrompete des Ameisenfressers. Monatsschr. f. Ohrenheilkunde, 38.

Inhalt.

Seite

Einleitung 321

Allgemeiner Teil.

I. Die Anlage von Paukenhöhle, äußerem Gehörgang und Paukenfell 324
1. Die tubo-tympanale Höhle 324. — 2. Der äußere Gehörgang und das Trommelfell 332.
II. Die postembryonale Entwicklung der Paukenhöhle 335
1. Die Paukenhöhle im engeren Sinne 335. — 2. Die Nebenhöhlen 337.
III. Die Wände der Paukenhöhle und des äußeren Gehörganges 340
1. Das Petrosum 343. — 2. Das Squamosum 349. — 3. Das Tympanicum 354. — 4. Das Alisphenoid 362. — 5. Das Entotympanicum 362. — 6. Die übrigen Knochen 367.
IV. Die Bulla ossea 367
V. Kiefer- und Zungenbeinbogen 371
1. Der Kieferbogen 371. — 2. Zungenbeinbogen 376.
VI. Die Gefäßgänge und -öffnungen 381
1. Die Venen 381. — 2. Die Arterien 382.
VII. Die Nerven 386

Systematischer Teil.

I. Monotremata 390
Echidnidae 390. — Ornithorhynchidae 393. — Zusammenfassung 395.
II. Marsupialia 397
Didelphydae 397. — Peramelidae 399. — Dasyuridae 402. — Notoryctidae 404. — Phascolarctidae 406. — Phalangeridae 410. — Macropodidae 413. — Zusammenfassung 418.
III. Insectivora 422
Centetidae, Potamogalidae 422. — Erinaceidae 427. — Soricidae 433. — Talpidae 436. — Chrysochloridae 441. — Macroscelididae 444. — Tupajidae 447. — Zusammenfassung 450.
IV. Chiroptera 454
Megachiroptera 454. — Microchiroptera 457. — Zusammenfassung 461.
V. Galeopithecidae 462
Zusammenfassung 465.
VI. Tubulidentata 466
Zusammenfassung 469.
VII. Pholidota 469
Zusammenfassung 473.
VIII. Xenarthra 473
Bradypodidae 473. — Gravigrada 479. — Myrmecophagidae 486. — Dasypodidae 490. — Glyptodontidae 496. — Zusammenfassung 498.

Seite

IX. Carnivora 500
Creodonta 500. — Felidae 501. — Viverridae 508. — Hyaenidae 516. — Canidae 520. — Ursidae 526. — Procyonidae 530. — Mustelidae 532. — Phocidae 537. — Otariidae 543. — Trichechidae 545. — Zusammenfassung 548.
X. Rodentia 552
Zusammenfassung 571.
XI. Ungulata 573
1. Perissodactyla 573
Rhinocerotidae 573. — Tapiridae 578. — Equidae 580.
2. Artiodactyla 583
Suidae 583. — Hippopotamidae 588. — Oreodontidae 590. — Camelidae 594. — Tragulidae 598. — Cervidae 600. — Giraffidae 603. — Bovidae 604. — Anthracotheriidae, Anoplotheriidae 609.
3. Toxodontia 610
Typotheriidae 610. — Toxodontidae 613.
4. Proboscidea 619
5. Hyracoidea 622
6. Condylarthra usw. 627
Zusammenfassung 628
XII. Sirenia 632
Zusammenfassung 635.
XIII. Cetacea 636
Delphinidae, Delphinapteridae 636. — Platanistidae 643. — Physeteridae 645. — Balaenidae, Balaenopteridae 649. — Zeuglodontidae, Squalodontidae 652. — Zusammenfassung 653.
XIV. Prosimiae 654
Lemuridae 654. — Chiromyidae 662. — Lorisidae 664. — Tarsiidae 673. — Zusammenfassung 677.
XV. Simiae 681
Hapalidae 681. — Cebidae 685. — Cercopithecidae 688. — Hylobatidae, Anthropomorphae 693. — Zusammenfassung 696.
Allgemeine Zusammenfassung 701
Die Herkunft von Tympanicum und Entotympanicum 704
Literaturverzeichnis 709

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00747 4182